Phys. 645 f

Schwendener

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

Gesammelte

Botanische Mittheilungen

von

S. Schwendener

Erster Band

Mit 15 Figuren im Text und 11 lithographirten Tafeln

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1898

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

Alle Rechte vorbehalten.

Vorwort.

Durch Herausgabe der vorliegenden Sammlung botanischer Mittheilungen, welche ich seit meiner Berufung nach Berlin in den Berichten und Abhandlungen der Königl. Preussischen Akademie der Wissenschaften, ausnahmsweise auch in anderen Zeitschriften, veröffentlicht habe, bringe ich den schon lange gehegten Wunsch, diese zerstreuten Aufsätze dem botanischen Publikum zugänglicher zu machen, endlich zur Ausführung. Noch länger zuzuwarten schien mir um so weniger rathsam, als vom 1. Januar 1898 ab Sonderabdrücke aus den akademischen Sitzungsberichten durch den Buchhandel zu beziehen sind, was bisher nicht der Fall war.

Bezüglich der Reihenfolge, in welcher die einzelnen Mittheilungen in diese Sammlung aufgenommen wurden, sei bloss bemerkt, dass mir zunächst eine Gruppirung nach der Natur des Inhalts als die zweckmässigste erschien. Die so entstandenen Gruppen A—M sind indess ohne leitendes Princip nach Gutfinden geordnet. Für die Mittheilungen innerhalb jeder Gruppe wurde dagegen die chronologische Reihenfolge streng eingehalten.

Wo eine Veranlassung vorlag, meinen Standpunkt neueren Veröffentlichungen anderer Autoren gegenüber zu vertheidigen, habe ich den betreffenden Mittheilungen einen Zusatz beigefügt, in welchem die erhobenen Einwände und abweichenden Angaben kurz besprochen sind. Eine Änderung des ursprünglichen Textes hat, abgesehen von der Berichtigung einiger Druck- und Rechenfehler, nirgends stattgefunden.

Wie schon aus der Eingangs bezeichneten Umgrenzung hervorgeht, sind von dieser Sammlung meine früheren, vor 1879 erschienenen Arbeiten ausgeschlossen; ich erwähne speciell die folgenden: 1. Untersuchungen über den Flechtenthallus, veröffentlicht in Nägeli's Beiträgen zur wissenschaftl. Botanik, Heft 2—4 (1860—1868); 2. Die Algentypen der Flechtengonidien, Basel (1869); 3. Das mechanische Princip etc., Leipzig, bei Wilhelm Engelmann (1874); 4. Mechanische Theorie der Blattstellungen, Leipzig, bei Wilhelm Engelmann (1878).

Berlin, im März 1898.

S. Schwendener.

Inhalt des ersten Bandes.

A. Trajectorische Curven. Seite

I. Ueber die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven (1880). Hierzu Taf. I und II . . 3
Zusatz (1897) . 29

B. Spaltöffnungen.

II. Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen (1881). Hierzu Taf. III 33
Zusatz (1897) . 69

III. Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen (1889). Hierzu Taf. IV . 71

C. Blattstellungen.

IV. Ueber den Wechsel der Blattstellungen an Keimpflanzen von *Pinus* (1879). Hierzu Taf. V 89

V. Ueber Spiralstellungen bei Florideen (1880). Hierzu Taf. VI . . 93

VI. Zur Theorie der Blattstellungen (1883). Hierzu Taf. VII 105

VII. Ueber Scheitelwachsthum und Blattstellungen (1885). Hierzu Taf. VIII 143

VIII. Zur Kenntniss der Blattstellungen in gewundenen Zeilen (1894). Hierzu Taf. IX . 163

IX. Die jüngsten Entwicklungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene (1895). Hierzu Taf. X 184

D. Saftsteigen.

X. Untersuchungen über das Saftsteigen (1886) 207

XI. Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen (1892) 256

XII. Weitere Ausführungen über die durch Saugung bewirkte Wasserbewegung in der Jamin'schen Kette (1893) 298
Zusatz 1 (1894), Zusatz 2 (1897) 312

E. Quellung und Doppelbrechung.

XIII. Ueber Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen (1887) 319

XIV. Zur Doppelbrechung vegetabilischer Objecte (1889) 370

XV. Nochmals über die optisch anomale Reaction des Traganth- und Kirschgummis (1890) 384
Zusatz (1897) . 391

F. Winden der Pflanzen.

XVI. Ueber das Winden der Pflanzen (1881). Hierzu Taf. XI 401

XVII. Zur Kenntniss der Schraubenwindungen schlingender Sprosse. Erwiderung (1882) 436

XVIII. Zur Wortmann'schen Theorie des Windens (1886) 441
Zusatz (1897) . 451

A

Trajectorische Curven

I.

Über die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven.

Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1880, S. 408—433.

Hierzu Taf. I—II.

1.

Das Wachsthum organisirter Gebilde geschieht bekanntlich durch Intussusception, d. h. durch Einlagerung von Substanz und Wasser zwischen die Micelle der schon vorhandenen Masse. Mit diesem Wachsthumsmodus verknüpft ist zunächst eine Anordnung der kleinsten Theilchen in parallel zur Umrisslinie verlaufende Schichten, wie sie auch beim Wachsthum durch Apposition entstehen; dazu kommt aber noch die charakteristische Reihenbildung in einer Richtung, welche die Schichten rechtwinklig oder doch nahezu rechtwinklig schneidet, eine Eigenthümlichkeit, welche die durch Apposition wachsenden Körper nicht kennzeichnet[1]). Sowohl die Schichtung parallel zur Oberfläche als die hierzu rechtwinklige Reihenbildung lässt sich in vielen Fällen direct beobachten oder aus beobachteten Thatsachen mit Nothwendigkeit folgern. Dies bleibt auch dann richtig, wenn das Organ aus Zellen zusammengesetzt ist, die dann gleichsam die sichtbaren Raum- oder Flächenelemente darstellen, auf welche die in Rede stehende Anordnung sich überträgt. Die Belege hierfür lassen sich leicht beibringen, können jedoch vorläufig nur angedeutet werden.

[1]) Nichtorganisirte Gebilde, welche zwar durch Apposition wachsen, deren Schichten aber von organisirten Häuten ausgeschieden werden, wie z. B. die Perlen und die Schalen der Muscheln, bilden eine Mittelstufe, die ich hier unberücksichtigt lasse.

Bezüglich der Schichtung sei hier an die bekannte Abwechslung von dichter und weicher Substanz in Stärkekörnern und Zellmembranen, für welche der Ausdruck „Schichtung“ allgemein gebräuchlich ist, ferner an die mehr oder weniger concentrischen Zellenlagen oder Jahrringe im Holz der Dicotylen, an die Kappen der Wurzelhaube und die Periclinen in der Scheitelregion höherer und niederer Gewächse erinnert. Für die radiale Reihenbildung sprechen: 1. bei Stärkekörnern die durch Austrocknen oder ungleichmässiges Quellen entstehenden Risse, 2. bei Membranen einerseits die Thatsache, dass die Quellung rechtwinklig zum Schichtenverlauf in vielen Fällen ein Maximum erreicht und folglich die grosse Axe der Quellungsellipse durch alle Veränderungen hindurch radial orientirt bleibt, andererseits die entsprechende Richtung der Rissflächen beim Zerreissen der Schichtencomplexe durch tangentialen Zug, 3. bei Zellflächen und Zellkörpern der vorherrschende und oft sehr augenfällige Verlauf der anticlinen Zellreihen oder Zellwände, die Richtung der Markstrahlen etc.

Für die folgenden Betrachtungen hat diese Reihenbildung in radialer Richtung überall dieselbe Bedeutung, die Reihen mögen aus Micellen oder aus mikroskopisch wahrnehmbaren Elementarorganen bestehen. Immer bezeichnen dieselben die Wege, welche beliebige Elemente während des Dickenwachsthums durchlaufen, indem sie durch die Volumenzunahme der innern Partieen nach aussen oder durch die der äussern nach innen geschoben werden. Ein bestimmtes Micell auf der Oberfläche eines noch jungen Stärkekorns entfernt sich z. B., während die Schichten sich spalten und vermehren, auf der vorgezeichneten Bahn vom organischen Centrum; ebenso rückt ein bestimmter Punkt auf der Rindenseite des Verdickungsringes unserer Bäume in Folge der Bildung neuer Jahresschichten nach aussen, und die peripherischen Faserenden eines wachsenden *Roccella*-Scheitels beschreiben die bekannten Trajectorien.

Bei dickwandigen Zellmembranen mit Porencanälen sind auch diese letztern als Wegspuren in dem bezeichneten Sinne zu betrachten; sie beschreiben Curven gleicher Natur, und da sie deutlicher als alle andern zu erkennen sind, so ist der Beobachter hier des Suchens nach weitern Anhaltspunkten ent-

hoben. Dasselbe gilt von den strahligen Fäden in den Cystolithen von *Ficus* und andern ähnlichen Bildungen.

Die Verschiebungen, welche mit der Intussusception verknüpft sind, lassen sich also im Allgemeinen leicht übersehen; auch leuchtet ein, dass der Gegensatz zwischen zelliger und nichtzelliger Structur gegenüber den gemeinsamen mechanischen Momenten untergeordnet ist. Die genauere Betrachtung wird sogar, wie ich gleich beifügen will, herausstellen, dass die Gliederung der Masse in Zellen und die Vermehrung der letztern auf die Natur der Verschiebungen und somit auf die Form der trajectorischen Curven keinen Einfluss hat. Das einzig Bestimmende ist die Einlagerung neuer Substanz, gleichviel in welcher Form. Um indess diese Verschiebungsvorgänge Schritt für Schritt verfolgen und construiren zu können, ist es nothwendig, die Wachsthumsursachen selbst in geeigneter Weise zu analysiren, d. h. die Componenten so zu wählen, dass die zu lösende Aufgabe eine möglichst einfache wird.

Thatsächlich kann das Bestreben der Substanz, neue Theilchen zwischen die vorhandenen einzulagern, nach allen Richtungen des Raumes wirksam sein und sogar in jeder beliebigen ein relatives Maximum erreichen. Für die mechanische Betrachtung ist es aber immer gestattet, die sämmtlichen Kräfte in zwei Gruppen von Componenten zu zerlegen, von denen die einen radial, die andern tangential orientirt sind. Und wenn, wie in unserem Falle, die Elemente sich in Schichten und radiale Reihen ordnen, so ist die Annahme, dass die Wachsthum bedingenden Kräfte einerseits in der Tangentialebene der Schichten, andererseits in der dazu rechtwinkligen radialen Richtung thätig seien, die einzig naturgemässe. Damit ist freilich die Frage, ob das Wachsthumsbestreben in der einen Richtung als Ursache, in der andern als die nothwendige Folge zu betrachten sei, nicht entschieden. In dieser Beziehung mögen sich die verschiedenen körperlichen Gebilde, mit denen wir es hier zu thun haben, ungleich verhalten. Für die Stärkekörner nimmt Nägeli aus theoretischen Gründen an, dass das Flächenwachsthum das Primäre, die dadurch bedingte Spannung und darauf folgende Einlagerung in radialer Richtung das Secundäre sei. Für die Rinde der dicotylen Bäume dagegen, welche als peripherische Schicht des Stammes ja ebenfalls zeitlebens an Umfang zunimmt, hätte eine solche

Annahme offenbar wenig für sich[1]). Ebenso scheint in manchen andern Fällen das radiale Wachsthum das ursprüngliche, das tangentiale das durch Anregung bewirkte zu sein. Aber wie dem auch sein mag, es ist für die Bestimmung der Resultirenden gleichgültig, in welcher Reihenfolge die wirksamen Componenten berücksichtigt werden, da ja bloss ihre Grösse und Richtung, nicht ihre genetischen Beziehungen in Betracht kommen. Es ist demnach unter allen Umständen zulässig, die durch Wachsthum bedingten Verschiebungen zunächst unter der Voraussetzung zu verfolgen, dass die radialen Kräfte allein und ungestört thätig seien, und erst nachträglich die Abweichungen zu bestimmen, welche die Verhältnisse des tangentialen Wachsthums und die damit zusammenhängenden seitlichen Componenten verursachen.

Sei also *A* in Fig. 3 auf Taf. II ein Complex concentrischer Schichten, und betrachten wir zunächst die Flächenelemente zwischen den Radien *cb* und *cd*, d. h. also die 4 kleinen Trapeze zwischen *mn* und *bd*, die man sich räumlich als Scheibchen vorstellen mag. Nehmen wir ferner an, diese concentrischen Schichten besitzen in der zu ihrem Verlauf rechtwinkligen Richtung ein Wachsthumsbestreben, das im Radius *ca* sein Maximum erreicht und nach beiden Seiten hin abnimmt, dann wird der Parallelismus der Schichten in Folge dieses einseitig geförderten Wachsthums nothwendig gestört, ihre Grenzlinien divergiren nach oben zu, und unsere 4 kleinen Trapeze oder Scheibchen zwischen *mn* und *bd* erhalten in Folge dessen eine schwach keilförmige Gestalt; sie nehmen zwar durchgehends an Dicke zu, aber auf der nach *ac* gerichteten Seite in höherem Grade als auf der entgegengesetzten (Taf. II, Fig. 3, *B*). Damit hängt zusammen, dass die seitlichen Umrisslinien *mb* und *nd* jetzt nicht mehr gerade verlaufen, sondern bogenförmig gekrümmt erscheinen (*m'b'* und *n'd'* in Fig. 3, *B*). Aber jedes Stück dieses Bogens steht natürlich nach wie vor senkrecht auf der Flächenausdehnung des zugehörigen Scheibchens; denn das ist ja vorläufig unsere Prämisse, dass das Wachsthum nur eine Verschiebung der Theilchen senkrecht zur Schichtung bedinge. Man kann sich auch, um ein

[1]) Vgl. hierüber Detlefsen, Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg I, S. 18, 41.

noch anschaulicheres Bild zu erhalten, die Scheibchen in der Mitte durchbohrt und von einer Schnur durchzogen denken; lässt man alsdann die ebenerwähnten Gestaltveränderungen eintreten, so krümmt sich die ganze Scheibchenreihe und auch die Schnur bildet eine Curve, aber der Winkel, unter welchem sie die Berührungsflächen der Scheibchen schneidet, bleibt ein rechter.

Genau dieselbe Curve kommt natürlich auch dann zu Stande, wenn die bezeichneten Wachsthumsvorgänge in den 4 Scheibchen nicht gleichzeitig, wie wir es hier vorausgesetzt haben, sondern in beliebiger Reihenfolge nach einander stattfinden. Es kann z. B. zuerst das innerste sich radial strecken und dann in den Dauerzustand übergehen, etwas später das zweite, dann das dritte etc. Oder es kann dieser Process an der Peripherie beginnen und in centripetaler Richtung fortschreiten oder auch im Zickzack von einer Schicht zu einer beliebigen andern überspringen. In allen diesen Fällen ist die resultirende Gesammtwirkung dieselbe, so lange die Theilwirkungen constant bleiben.

Wir gelangen also zu dem Ergebniss, dass die radialen Reihen, von denen wir ausgingen (Fig. 3, *A*), in orthogonale Trajectorien übergehen. Auf die Verschiebung bezogen, welche die Raumtheilchen während des Wachsthums erfahren, ist damit gesagt, dass sich dieselben in orthogonal-trajectorischen Curven bewegen. Denken wir uns z. B. in Fig. 3, *A* (Taf. II) die innere Grenzfläche der Scheibchenreihe *mn* unbeweglich, gleichsam als feste Basis, so rücken die Punkte *b* und *d* in solchen Trajectorien nach aussen, bis sie die in Fig. 3, *B* bezeichnete Lage (b' und d') erreicht haben. Aber ich wiederhole: Die rechtwinklige Schneidung ist an die Bedingung geknüpft, dass die Wachsthumsvorgänge in der Richtung des Schichtenverlaufs entweder keine Widerstände mit sich bringen oder doch keine solchen, welche seitliche Componenten liefern.

Diese Voraussetzung trifft nun allerdings auch in den günstigsten Fällen nicht häufig, bei manchen Objecten wohl gar nicht zu. Es finden gewöhnlich grössere oder kleinere Abweichungen statt, hervorgerufen durch seitliche Kräfte, deren Herkunft und Wirkungsweise eine besondere Erklärung verlangt. Diese zu geben, soweit es sich um allgemeinere Vorkommnisse handelt, soll im Folgenden versucht werden.

2.

Bevor ich indess näher auf die angedeuteten Abweichungen eingehe, mag es für die geometrische Orientirung zweckmässig sein, einige Formen regelmässiger Curvensysteme nebst den zugehörigen orthogonalen Trajectorien speciell hervorzuheben. Besondere Beachtung verdienen namentlich diejenigen Fälle, welche einigermaassen an botanische Vorkommnisse erinnern.

A. Das gegebene Curvensystem besteht aus Kreislinien.

1. Concentrische Kreise von allmählich steigender Grösse. Die Trajectorien sind bekanntlich Gerade, die vom Centrum ausgehen.

2. Nichtconcentrische Kreise von allmählich steigender Grösse, die Centren sämmtlich auf einer Geraden (z. B. der Ordinatenaxe), auf welcher zugleich der Punkt liegt, in welchem die Kreise sich von innen berühren (Taf. I, Fig. 3). Die orthogonalen Trajectorien hierzu sind ebenfalls Kreise, welche mit den gegebenen den Berührungspunkt gemein haben, deren Centren aber auf einer andern Geraden liegen, welche die erstgenannte rechtwinklig schneidet (in unserer Fig. auf der Abscissenaxe). Man construirt diese trajectorischen Kreise, indem man einen beliebigen Punkt der Abscissenaxe als Mittelpunkt und den Abstand desselben vom Ursprung als Radius wählt.

3. Nichtconcentrische Kreise von allmählich steigender Grösse, aber ohne gemeinsamen Berührungspunkt, die Centren sämmtlich auf einer geraden Linie (Taf. I, Fig. 4, die Centren auf der X-Axe). Die orthogonalen Trajectorien hierzu sind ebenfalls Kreise, deren Centren auf einer zur vorigen rechtwinkligen Geraden (der Y-Axe in Fig. 4) liegen, und welche die Abscissenaxe sämmtlich in den beiden Punkten i und i' schneiden. Der Ursprung des Coordinatensystems liegt in der Mitte zwischen i und i'.

Man kann natürlich auch umgekehrt die trajectorischen Kreise als gegebene Curven und die andern als zugehörige Trajectorien betrachten[1]).

[1]) Dieser Fall nach C. Neumann, Allgemeine Lösung des Problems über den stationären Temperaturzustand eines homogenen Körpers, welcher von irgend zwei nichtconcentrischen Kugelflächen begrenzt wird. Halle 1862.

4. Kreise von constantem Radius, aber die Centren auf einer geraden Linie liegend. Dieser Fall reducirt sich für botanische Betrachtungen auf den einfachern, dass ein Halbkreis, als Scheitelwölbung gedacht, allmählich auf der Axe vorrückt.

Die orthogonalen Trajectorien der so entstehenden Schaar von Halbkreisen sind congruente Huyghens'sche Tractorien, welche sämmtlich aus einer einzigen durch Verschiebung derselben parallel zur Axe entstehen. Die rechts und links von der Mediane liegenden Äste der Curve verlaufen symmetrisch; für beide ist die Mediane Asymptote. Um diese Curven zu ziehen, hat man nur nöthig, eine einzige wirklich zu construiren und zugleich die Lage der Axe anzugeben; die übrigen werden einfach durchgepaust, nachdem man die entsprechende Verschiebung in der Axenrichtung vorgenommen. (Vgl. meine Figur zur Veranschaulichung des Scheitelwachsthums bei Flechten in Nägeli's Beitr. z. wiss. Bot., 2. Heft, Taf. VII, 15.)

B. Das gegebene Curvensystem besteht aus confocalen Kegelschnitten.

In diesem Falle sind die Trajectorien mit den gegebenen Curven identisch; nur besteht die Einschränkung, dass zu den confocalen Ellipsen confocale Hyperbeln als Trajectorien gehören und umgekehrt.

Da die hierher gehörigen Combinationen bereits von Sachs[1]) besprochen und in sehr anschaulicher Weise dargestellt worden sind, so beschränke ich mich darauf, den Leser auf diese Darstellungen zu verweisen. Nur eine Bemerkung glaube ich hier noch beifügen zu sollen. Die Sachs'schen Abbildungen sind von andern Autoren zum Theil so gedeutet worden, als ob alle Periclinen einer Scheitelregion, wenn sie annähernd wie Parabeln oder Ellipsen aussehen und sich nach oben zu etwas nähern, nothwendig confocale Parabeln oder Ellipsen sein müssen. Das ist ein Irrthum, den ich hiermit berichtigen möchte. Ebenso ist natürlich auch die Vorstellung, als ob der eingebildete gemeinsame Focus mit dem organischen Bildungscentrum zusammenfalle, vollständig unmotivirt; so leichthin können geometrische

[1]) Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II. Bd., S. 64, Taf. 3 und 4.

Beziehungen nicht auf organische Bildungsvorgänge übertragen werden. Was hat denn der geometrische Focus einer parabolischen Umrisslinie mit den Theilungen der Zellen zu thun? Gerade um solchen Täuschungen vorzubeugen, scheint mir dem genannten mathematischen Ausdrucke gegenüber die von Sachs in seiner zweiten Abhandlung[1]) vorgeschlagene Bezeichnung der Wachsthumstypen für botanische Zwecke den Vorzug zu verdienen.

C. Das gegebene Curvensystem besteht aus ähnlichen und ähnlich gelegenen Ellipsen.

Als ähnliche Ellipsen bezeichnet man solche, bei welchen das Verhältniss der Axen dasselbe ist. Unter dieser Voraussetzung besteht für die Trajectorien die allgemeine Gleichung $y^{n^2} = cx$, wobei n das Axenverhältniss und c einen variabeln Parameter bezeichnet. Hieraus ergeben sich beispielsweise folgende Specialfälle:

1. $n = 1$. Die Ellipsen gehen unter dieser Voraussetzung in Kreise über und die Trajectorien in gerade Linien.

2. $n = \sqrt{\frac{3}{2}}$. Die Trajectorien sind sogenannte Neil'sche Parabeln. Das resultirende Bild ist der Fig. 5 auf Taf. I ähnlich; nur zeigen die Trajectorien etwas abweichende Krümmungen.

3. $n = \sqrt{2}$. Die Trajectorien sind gewöhnliche Parabeln (Taf. I, Fig. 5), deren Axe mit der kleinen Axe der Ellipse zusammenfällt.

4. $n = \sqrt{3}$. Die Trajectorien sind Curven nach der Gleichung $y^3 = cx$ oder $y = \sqrt[3]{cx}$. Hierher gehören z. B. die Umrisslinien der Träger von gleichem Widerstande mit cylindrischem Querschnitt (vgl. Schwendener, Das mechan. Princip, S. 96).

D. Verschiedene andere Curven.

1. Die gegebenen Curven sind Neil'sche Parabeln (Gleichung $ay^2 = x^3$); die orthogonalen Trajectorien hierzu sind Hälften gewöhnlicher Parabeln mit quer gestellten Axen (Taf. I, Fig. 2).

2. Die gegebenen Curven entsprechen der Gleichung $r^m = c \sin m\varphi$; dann sind die orthogonalen Trajectorien gegeben durch

[1]) l. c., II, S. 202.

$r^m = c \cos m\varphi$, folglich mit den gegebenen Curven identisch, jedoch um den Winkel $\frac{\pi}{2m}$ gedreht. Als Specialfälle mögen erwähnt werden:

a) $m = +2$. Die gegebenen Curven und ihre Trajectorien sind Lemniscaten von der Form ∞, welche um 45^0 gegen einander gedreht erscheinen und sämmtlich durch den Ursprung des Coordinatensystems gehen (Taf. I, Fig. 6; nur für die nach oben gehenden Zweige weiter durchgeführt).

b) $m = -2$. Die gegebenen Curven und ihre Trajectorien sind gleichseitige Hyperbeln, welche um 45^0 gegen einander gedreht sind. Erinnert an die Kappen mancher Wurzelhauben.

c) $m = +\frac{1}{2}$. Die gegebenen Curven und ihre Trajectorien sind Cardioiden, welche um 180^0 gegen einander gedreht sind (Taf. I, Fig. 1).

d) $m = -\frac{1}{2}$. Die gegebenen Curven und ihre Trajectorien sind confocale Parabeln, welche um 180^0 gegen einander gedreht sind. Dieser Fall ist identisch mit der zu B gehörigen Parabelschaar.

Für $m = +1$ gehen die Curven in die Kreise Fig. 3, für $m = -1$ in gerade Linien über.

3. Die gegebenen Curven sind Parabeln nach der Gleichung $y^2 = 2p(x - a)$, in welcher a einen variabeln Parameter bezeichnet. Die orthogonalen Trajectorien hierzu sind Curven nach der Gleichung $y = e^{-\frac{1}{p}(x+c)}$, wobei e die Basis der natürlichen Logarithmen (Taf. I, Fig. 8). Man construirt diese Trajectorien mit Hülfe der auf rechtwinklige Coordinaten bezogenen logarithmischen Linie $y = e^x$.

4. Die gegebenen Curven sind Parabeln oder Hyperbeln im weitern Sinn, nach der Gleichung $Y^n X^m = c$. Die Trajectorien hierzu sind gegeben durch $my^2 - nx^2 = A$; es sind gewöhnliche Hyperbeln oder Ellipsen, je nachdem n positiv oder negativ ist.

5. Die gegebenen Curven sind confocale Lemniscaten (Cassini'sche Curven). Die orthogonalen Trajectorien hierzu sind gleichseitige Hyperbeln, deren Axen der Lage und Grösse nach variiren.

6. Die gegebenen Curven sind nichtconfocale Lemniscaten von der Form der getrennten Ovale in Fig. 1 auf Taf. II. Die Trajectorien hierzu sind ebenfalls nichtconfocale Lemniscaten, die aber aus einem Zweige bestehen und deren Axen die der gegebenen unter 45° schneiden. Die zusammengehörigen Curvenstücke sind in der Figur mit gleichen Ziffern bezeichnet; eine der Curven ist ein Kreis[1]).

Die vorstehende Aufzählung macht keinen Anspruch auf Vollständigkeit; damit wäre dem botanischen Publicum auch wenig gedient. Ich gebe sogar zu, dass die Kenntniss der mathematisch-regelmässigen Curven für das blosse Verständniss der hier zu erörternden Frage gar nicht nothwendig ist. Da jedoch die in der Natur vorkommenden Trajectorien zur Vergleichung mit Kegelschnitten und andern höheren Curven unwillkürlich anregen und in der Darstellung und Schematisirung zum Theil auch wohl eine entsprechende, aus dieser Vergleichung hervorgegangene Bezeichnung finden, so ist eine gewisse Übersicht über die möglichen Combinationen allerdings geeignet, vor einseitiger Auffassung zu bewahren, und somit von praktischem Interesse.

3.

Gehen wir jetzt zur Untersuchung der Abweichungen über, welche die orthogonalen Trajectorien durch die aus dem tangentialen Wachsthum sich ergebenden Widerstände erfahren. Es ist zwar, wie bereits oben bemerkt, wohl denkbar, dass zwischen den beiden Wachsthumsintensitäten eine vollständige Harmonie besteht, welche Widerstände mit seitlichen Componenten von vorne herein ausschliesst. In diesem Falle bleiben natürlich die Trajectorien orthogonal. Eine solche Regelmässigkeit kommt auch hin und wieder, wenigstens ohne erkennbare Abweichungen, vor, so z. B. bei den Rissen mancher Stärkekörner, den Porencanälen einseitig verdickter Membranen (vgl. Taf. II, Fig. 6 u. 7), stellenweise auch bei manchen Zellflächen und Zellkörpern (Markstrahlen u. dgl.). Viel häufiger jedoch sind kleine Störungen

[1]) Dieser Fall nach A. Wangerin in Grunert's Archiv, Theil LV, S. 5 und Taf. I.

vorhanden, durch welche die rechten Winkel der Trajectorien um einige Grade verändert werden, und es wird nun unsere Aufgabe sein, das Zustandekommen und die Natur dieser Störungen für einzelne aus den Wachsthumsverhältnissen abgeleitete Voraussetzungen kennen zu lernen.

Eine der häufigsten Ursachen solcher Abweichungen liegt offenbar darin, dass das Wachsthum in tangentialer Richtung, wenn es für sich allein, d. h. gänzlich unbeeinflusst stattfände, eine geringere Intensität ergeben würde als das Wachsthum in radialer Richtung. Für die Rinde unserer Bäume ist die Annahme eines solchen Gegensatzes so zu sagen selbstverständlich, und Wachsthumsvorgänge, wie sie beispielsweise im Markstrahlenparenchym der Linde stattfinden, liefern hierfür besonders instructive Belege. Aber auch andere Zellkörper, wie die Wurzelhaube, der Centralstrang der Dicotylenwurzel bei beginnender Korkbildung innerhalb der Schutzscheide etc. lassen keinen Zweifel darüber, dass die radiale Dickenzunahme durch das active Wachsthumsbestreben der Zellen bedingt wird, während das Verhalten der peripherischen Zellen in der Wurzelhaube, zumal in der Nähe des Randes, ebenso dasjenige der Schutzscheide bei der Korkbildung dicotyler Wurzeln auf eine passive Dehnung, verbunden mit Wachsthum — man kann sagen auf ein passives Wachsthum — schliessen lassen. In gleicher Weise ist auch bei Zellmembranen, welche sich unter Verkleinerung des Lumens verdicken, nicht etwa eine active Contraction der innern Membranschichten, sondern ein passives Übereinanderschieben der Micelle in Folge des radialen Wachsthumsbestrebens anzunehmen.

In all' diesen Fällen verhalten sich die tangential verlaufenden Schichten oder Zellreihen wie elastische Bänder oder Streben, welche durch das radiale Wachsthum gespannt werden und nach Maassgabe dieser Spannung nicht bloss in radialer, sondern auch in seitlicher Richtung ihren Widerstand geltend machen. Denken wir uns z. B. eine ringförmige Schicht, welche auf der einen Seite stärker in die Dicke wächst als auf der andern (Taf. II, Fig. 5), so bezeichnen die orthogonalen Trajectorien *am*, *bn*, *cp* und *dq* die Verschiebungswege, wie sie ohne die in Rede stehenden Störungen beschrieben würden. Sind nun die Punkte *pq* und *mn* paarweise so gewählt, dass

sie ursprünglich gleich weit von der Mediane (Symmetrieaxe) abstehen, so erfährt dieser Abstand durch das angenommene Dickenwachsthum in pq nur einen sehr kleinen Zuwachs, während die Punkte m und n fast auf das Dreifache ihrer ursprünglichen Entfernung auseinander rücken. Eine passiv gedachte Tangentialreihe, welche diese letztern Punkte mit einander verbindet, wird also sehr viel stärker gespannt als eine ebensolche Reihe zwischen p und q; sie wird sich also auch mit viel grösserer Kraft zu contrahiren bestrebt sein und vermöge dieses Übergewichtes die Punkte m und n in der Richtung der Pfeile verschieben. Dasselbe gilt von beliebigen andern Punkten, welche auf der Seite des stärkern Wachsthums liegen. Da nun die Hälften rechts und links von der Mediane symmetrisch sind, so ist der Gesammteffect dieser tangentialen Spannkräfte genau derselbe, wie wenn die Mediane am Orte des stärksten Wachsthums die peripherischen Enden der sämmtlichen Trajectorien näher an sich heranzöge; diese letztern erhalten in Folge dessen ungefähr die Richtung, welche in unserer Figur durch die punktirten Linien angedeutet ist.

Diese Richtungsänderungen modificiren begreiflicher Weise auch die Abstände der Trajectorien auf dem peripherischen Kreis, oder allgemein ausgedrückt: sie verändern die Breitenausdehnung der zwischen je zwei Trajectorien eingeschlossenen Flächen. Diese letztern werden auf der Seite des stärksten Dickenwachsthums nothwendig schmäler, weil hier das Contractionsbestreben der Tangentialreihen am grössten ist, und zwar erreicht die Verschmälerung aus demselben Grunde ihr Maximum zwischen der Symmetrieaxe und der nächstliegenden Trajectorie. Auf der entgegengesetzten Seite dagegen werden die genannten Flächen in die Breite gezogen und zwar am stärksten in unmittelbarer Nähe der Symmetrieaxe, weil hier das Contractionsbestreben der Schichten am kleinsten ist. Nach den Seiten hin nimmt die Verbreiterung ab, um ganz allmählich in die Verschmälerung überzugehen; es muss sich also irgendwo gegen die Mitte zu ein neutraler Streifen befinden, der bei der Ablenkung der Trajectorien weder schmäler noch breiter wird.

Ebenso lässt sich durch eine einfache Betrachtung zeigen, dass der Abstand zwischen der orthogonalen Trajectorie und

der entsprechenden abgelenkten vom Orte des stärksten Wachsthums nach beiden Seiten hin eine Zeit lang zunimmt, bis er das Maximum erreicht hat, um dann allmählich wieder abzunehmen. Denken wir uns nämlich, das Contractionsbestreben der gespannten Tangentialreihen äussere sich zunächst bloss am Orte des maximalen Wachsthums und zwar zwischen der Mediane und den zwei nächsten (rechts und links liegenden) Trajectorien, so werden diese letztern und mit ihnen das ganze System der Trajectorien um eine entsprechende lineare Grösse nach dieser Seite hin verschoben. Diese Verschiebung ist natürlich mit einer passiven Verlängerung des Kreisbogens verknüpft, welcher die bezeichneten Trajectorien mit dem Orte des geringsten Zuwachses verbindet, und die lineare Verschiebungsgrösse ist für jeden Punkt des Bogens, wenn wir den letztern widerstandslos gleiten lassen, dem Abstande von jenem Orte proportional. In gleicher Weise erfahren ja auch bestimmte Punkte auf einem Kautschukbande, das man sich am einen Ende befestigt, am andern gezogen denkt, in Folge der Dehnung eine um so grössere Ortsveränderung, je weiter sie vom Befestigungspunkte entfernt sind. Lassen wir nun nachträglich die bis dahin latent gedachten Contractionskräfte ebenfalls zur Wirkung kommen, so bedingen sie voraussichtlich auf der Seite des stärkern Wachsthums, wo sie einen viel höhern Grad erreichen, eine so bedeutende Annäherung der Trajectorien, dass die vorausgegangene kleine Dehnung mehr als aufgewogen wird, während allerdings auf der Seite des geringsten Zuwachses diese nämlichen Kräfte die daselbst vorhandene Zugspannung verstärken. Soweit sich nun die Trajectorien in Folge der Ablenkung näher rücken, summiren sich ihre respectiven Ortsveränderungen mit Rücksicht auf eine beliebige feste Axe und also auch mit Rücksicht auf ihre ursprüngliche Lage. Mit dem linearen Abstand, auf einem gegebenen Kreis gemessen, wächst aber auch die angulare Abweichung von der rechtwinkligen Schneidung. Demzufolge erreichen diese beiden Grössen in einer gewissen Entfernung von der Mediane ihr Maximum und nehmen von hier aus nach beiden Seiten hin ab.

Um diesen Verschiebungsprocess, wie er sich unter der Voraussetzung eines freien Gleitens der tangential gespannten Schichten vollziehen würde, experimentell zu veranschaulichen,

befestige man in A (Taf. I, Fig. 7) ein Kautschukband oder eine Drahtspirale und hänge an den Punkten $a, b, c \dots f$ die beigesetzten Gewichte an, also 4 Gramm in a, 4 Gr. in b, 3 Gr. in c etc. oder nach Umständen Multipla dieser Grössen. Dann ist das spannende Gesammtgewicht für jedes Theilstück durch die Summe der darunter befindlichen Gewichte gegeben; diese Summe beträgt für das oberste Theilstück = 15 Gramm, für das nächstfolgende 11 Gr., für das dritte 7 Gr. und so fort, wie es die auf der linken Seite beigesetzten Ziffern angeben. Die Spannung nimmt also von oben nach unten ab und zwar unter den gegebenen Umständen ungefähr in demselben Verhältniss, wie bei ungleichmässigem Wachsthum ringförmiger Bildungszonen. Man notire sich nun die Lage der Theilpunkte auf dem gespannten Bande, halte sodann das untere Ende desselben unverrückbar fest und entferne hierauf sämmtliche Gewichte; dann findet sofort Ausgleichung der Spannung statt, wobei die Punkte a, $b \dots e$ eine Verschiebung erfahren, welche derjenigen der Trajectorien auf dem peripherischen Kreise entspricht. Die gleichmässige Spannung, welche dadurch zu Stande kommt, entspricht natürlich dem arithmetischen Mittel der Einzelspannungen in den Theilstücken, beträgt also $\frac{1}{6}$ von $1 + 2 + 4 + 7 + 11 + 15 = \frac{40}{6} = 6\frac{2}{3}$. Demzufolge contrahirt sich das oberste Theilstück mit einem Überschuss von $15 - 6\frac{2}{3} = 8\frac{1}{3}$, ebenso die beiden folgenden mit den respectiven Kräften von $11 - 6\frac{2}{3} = 4\frac{1}{3}$ und $7 - 6\frac{2}{3} = \frac{1}{3}$. Die drei unteren Theilstücke dagegen erfahren eine entsprechende Verlängerung, weil die in ihnen vorhandene Spannung weniger als $6\frac{2}{3}$ beträgt. Aus dieser Sachlage ergiebt sich ohne Weiteres, dass das Maximum der Verschiebung nur wenig vom Punkte c absteht.

In Wirklichkeit kann nun aber von einem freien Gleiten der gespannten Schichten auf den darunter liegenden, wie wir es bis dahin vorausgesetzt haben, keine Rede sein; der überall vorhandene anatomische Zusammenhang verhindert dasselbe. Wir können diesen Zusammenhang gewissermaassen mit der Reibung vergleichen, welche unser Kautschukband zu überwinden hätte, wenn es um eine rauhe Walze gelegt und dann erst den localen Contractionskräften ausgesetzt würde. Wie hier ein am freien Ende des Bandes wirksamer Zug nicht leicht bis zum andern Ende sich fortpflanzt, weil der Reibungswiderstand die Kraft

gleichsam absorbiert, so erstreckt sich auch in gespannten Schichten die Wirkung des vorhandenen Zuges nur auf einen Theil des Umfanges; der Rest bleibt unbeeinflusst. In Folge dessen fällt auch die Verschiebung der Trajectorien durchgehends geringer aus als in dem vorhin besprochenen theoretischen Falle, und das Verschiebungsmaximum rückt von der Mitte der symmetrischen Hälften hinweg und nähert sich dem Orte des stärksten Wachsthums. Behufs richtiger Abmessung der Winkelabstände darf überdies nicht übersehen werden, dass die neutrale Axe der Spannungen, welche in unserer Fig. 5 auf Taf. II mit der geometrischen Symmetrieaxe zusammenfällt, in Wirklichkeit mehr oder weniger davon abweicht, aus dem einfachen Grunde, weil die beiden Hälften eines excentrisch gebauten Organs keineswegs genau homogen sind, sondern sowohl in der Dehnbarkeit wie in der Festigkeit der einzelnen Theile differiren. Die beiden Hälften sind mit andern Worten ungleich stark. In Folge dessen wird die geometrische Halbirungslinie ebenfalls verschoben und zwar nach der stärkeren Seite der gezogenen Schichten hin. Nach derselben Seite divergirt alsdann auch die Symmetrieaxe der Spannungen (d. h. die neutrale Linie, welche weder nach rechts noch nach links abgelenkt wird) von der geometrischen Mittellinie.

Die im Vorstehenden geschilderten Ablenkungen der Trajectorien nach dem Orte des stärksten Wachsthums hin lassen sich an den verschiedensten Objecten beobachten; sie charakterisiren nicht bloss den gewöhnlichen Verlauf der Markstrahlen in excentrisch gebauten Hölzern, wir begegnen ihnen auch in der Scheitelregion der Stämme und Wurzeln, bei letztern namentlich betreffs der anticlinen Wandrichtungen in der äussern Rinde (Taf. II, Fig. 11) und in den Kappen der Wurzelhaube, zuweilen ferner an den Orten localer Korkwucherungen oder analoger Zellbildungen, desgleichen in den Cystolithen von *Ficus* (vgl. die Abbildung der botanischen Wandtafeln von L. Kny), hin und wieder auch in den einseitig verdickten Zellmembranen mit Porencanälen, selten und schwach ausgesprochen bei Stärkekörnern.

Die Tangentialspannungen, welche solche Ablenkungen bewirken, sind übrigens nicht etwa bloss an die Bedingung excentrischen Wachsthums geknüpft, sondern treten nothwendig auch

dann auf, wenn bei allseitig gleicher Dickenzunahme die Krümmungen der wachsthumsfähigen Tangentialreihen (Periclinen) an verschiedenen Stellen des Umfangs ungleich sind. Ist z. B. der Querschnitt eines cylindrischen Zellkörpers von Anfang an elliptisch und das Axenverhältniss der wachsthumsfähigen Zone in einem bestimmten Zeitpunkt $= 2:1$, so ist der grösste Krümmungsradius, welcher den Endpunkten der kleinen Axe entspricht, 8mal länger als der kleinste an den Enden der grossen Axe. Die Divergenz der orthogonalen Trajectorien ist nun aber nothwendig um so stärker, je kleiner die Krümmungsradien. Gleiche Dickenzunahme vorausgesetzt, erreicht daher auch die Tangentialspannung an den Enden der grossen Axe ihr Maximum, und da die Abnahme nach beiden Seiten hin symmetrisch stattfindet, so verhält sich diese Axe wie bei nichtconcentrischen Kreisen die Mediane: sie zieht die Trajectorien gleichsam näher an sich heran (Taf. II, Fig. 10, Querschnitt durch den innern Theil der Blattscheide oberhalb der Rhizomspitze von *Convallaria majalis*). Ist dagegen der Zuwachs an den Orten stärkster Krümmung in demselben Verhältniss geringer, als die Radien stärker divergiren — was allerdings eine allmähliche Annäherung zur Kreisform bedingen würde —, so verschwindet die Ungleichheit der Tangentialspannungen und die Trajectorien behalten ihren orthogonalen Verlauf. Theoretisch betrachtet, lässt sich überhaupt für jedes Curvensystem eine solche Vertheilung der Radialkräfte und der hierdurch bewirkten Zuwachse denken, dass die vorhandenen Widerstände der Tangentialreihen zwar einen Druck nach innen ausüben, aber keine seitlichen Componenten liefern.

An einem gegebenen Object sind natürlich die fraglichen Spannungsverhältnisse nicht immer leicht zu übersehen, und es ist häufig genug unmöglich, sie aus der geometrischen Form der Schichtensysteme ohne Weiteres abzuleiten. Man denke z. B. an die mancherlei Unregelmässigkeiten, welche in der Rinde unserer Bäume schon durch ihre ungleiche Mächtigkeit an verschiedenen Punkten und durch die Anordnung der Bast- und Sklerenchymzellen, sowie ferner durch die im Frühjahr entstehenden Risse hervorgerufen werden. Man rechne hierzu die localen Widerstände, welche von kleinen, in der Schnittfläche oder deren Nähe befindlichen Ästen herrühren, dann das öftere Vorkommen mehrerer Maxima im nämlichen Jahrring und die

nicht übereinstimmende Lage derselben in verschiedenen Jahrringen etc. Sind die Triebe jung, so kommen zu alledem noch die individuellen Abstufungen zwischen den grössern und kleinern Gefässbündeln, im Gegensatz zu der mehr homogenen Natur des Verdickungsringes älterer Stämme. Aber nicht bloss die dicotylen Hölzer, auch beliebige andere Zellkörper zeigen zuweilen ähnliche Unregelmässigkeiten. Ich erinnere nur an die Ungleichheiten in der Verdickung gespannter Membranen, an die physikalischen Verschiedenheiten der Membransubstanz u. dgl. Selbstverständlich lassen sich Complicationen wie die eben aufgezählten nur in concreten Fällen einigermaassen erklären; genauere Messungen sind meist auch hier unausführbar. Aber wie sich auch diese localen Änderungen der Elasticitätsverhältnisse gestalten mögen, sie erreichen nur selten und meist nur stellenweise einen solchen Grad, dass das im Vorhergehenden abgeleitete Schema der Störungen verwischt oder in sein Gegentheil umgewandelt würde. Es versteht sich übrigens von selbst, dass man bei Untersuchungen dieser Art Schichtencomplexe mit zahlreichen Störungen am besten von vorne herein ausschliesst und sich vorzugsweise an junge, etwa fünf- bis zehnjährige Äste von Linden, Ulmen etc. hält, welche nicht selten eine bewunderungswürdige Gesetzmässigkeit zeigen (vgl. Taf. II, Fig. 2, Querschnitt durch einen Lindenzweig).

Eine zweite Ursache der Ablenkung, die sich aber nur in Zellgeweben geltend machen kann, liegt im Vorhandensein von Druckdifferenzen (Turgescenzunterschieden) zwischen verschiedenen Zonen oder Grenzflächen, — Differenzen, wie sie z. B. bei ungleicher Nahrungszufuhr, namentlich aber bei Verwundungen eintreten und dann während der Callusbildung eine Zeit lang erhalten bleiben. Die Trajectorien neigen sich in diesem Falle, sofern sie verschiebbar sind, nach der Seite des geringern Druckes, d. h. nach der Wundfläche oder der weniger turgescenten Seite hin, bis das alte Gleichgewicht wieder hergestellt ist. Aber schon frühzeitig macht sich gerade bei Überwallungen ein entgegengesetzter Einfluss geltend, den wir als weitere Ursache der Ablenkung bezeichnen können. Dieser Einfluss kommt dadurch zu Stande, dass die Rinde des Wundholzes durch die neuen Zuwachse und noch mehr durch das Vorrücken des Callusrandes stark gespannt wird und deshalb einen einseitigen Zug nach der

gesunden Seite hin ausübt, wo ohnehin die Dickenzunahme eine beträchtlichere ist. Die Markstrahlen erscheinen demzufolge vom Callusrande hinweggebogen, zuweilen so stark, dass sie die Grenzlinie zwischen Holz und Rinde unter Winkeln von 60—70° schneiden. An der Stelle, wo die vor der Verwundung vorhandenen Xylemstrahlen nach aussen in die nach der Verwundung entstandenen Fortsetzungen übergehen, erscheinen dieselben deutlich gebrochen; ja in manchen Fällen ist die Schubwirkung in der Berührungszone so stark, dass die zunächst dem Callusrande befindlichen Markstrahlen nicht bloss gebrochen, sondern seitlich verschoben erscheinen, d. h. ein kleines Stück eines solchen Strahls durchsetzt die Berührungszone in tangentialer oder tangential-schiefer Richtung, um dann wieder in die mehr radiale überzugehen (Taf. II, Fig. 9, Querschnitt durch einen Zweig von *Cytisus Laburnum*).

Die Wirkungen der im Vorstehenden bezeichneten Zugkräfte, soweit sie durch Schiefstellung der Trajectorien sich kundgeben, erstrecken sich bei unsern Hölzern begreiflicher Weise zunächst auf den Verdickungsring, dessen Zellreihen am wenigsten Widerstand leisten. Es scheint mir indess aus einzelnen Thatsachen hervorzugehen, dass bisweilen auch der Splint bis auf eine gewisse Tiefe dem vorhandenen Zuge mehr oder weniger nachgiebt, in dem Sinne, dass Ursachen, welche beispielsweise im Sommer 1880 zu wirken beginnen, auch den Holzring des Jahres 1879 um eine gewisse Grösse verschieben. Ich schliesse dies namentlich aus dem Verhalten der Markstrahlen in den Fällen, wo die Maxima des Zuwachses in zwei aufeinander folgenden Jahrringen ca. 40—50° gegen einander verschoben sind. Wäre der Splint unverrückbar, so müsste hier derjenige Xylemstrahl, welcher mit der Symmetrieaxe der Spannungen im ältern Jahrring zusammenfällt, in diesem selbst orthogonale Kreuzung, im nächst jüngern dagegen maximale Ablenkung zeigen und folglich in der Berührungslinie der beiden Jahrringe schwach gebrochen erscheinen. Das trifft nun zwar in den meisten Fällen zu, war aber doch an einzelnen der untersuchten Objecte nicht zu constatiren. Es bedarf indess weiterer Beobachtungen, um diese Frage definitiv zu entscheiden.

Endlich kommt in Zellgeweben eine scheinbare Abweichung von der rechtwinkligen Schneidung auch dann zu Stande, wenn

die Wandungen der Zellen, welche die einzigen Spuren der durch Wachsthum bedingten Verschiebungen bilden, von Anfang an schief, statt senkrecht zur Schichtung gestellt sind. Ist z. B. *abcd* (Taf. II, Fig. 4) eine solche Zelle, so beschreiben die Punkte *c* und *d* während des peripherischen Wachsthums und der damit verbundenen Zelltheilungen die durch punktirte Linien angedeuteten Bahnen cc_5 und dd_5, während *a* und *b*, wie wir der Einfachheit wegen annehmen wollen, ihre Lage beibehalten. Die Wände *ac* und *bd* gehen also in die schiefen Linien über, welche nach den Punkten c_1d_1, c_2d_2, c_3d_3 etc. gezogen sind. Als Endergebniss erhalten wir die gebrochenen Linien ac_5 und ad_5, welche mit den eigentlichen Verschiebungsbahnen offenbar nicht coincidiren; man sieht indessen leicht ein, dass sie, in Graden ausgedrückt, um so weniger von denselben abweichen, je länger die zurückgelegten Wege. Damit ist zugleich gesagt, dass die beim Wachsthum sich bildenden Complexe anticliner Zellwände, auch wenn diese letztern ursprünglich beliebig orientirt sind, stets mehr oder weniger genau die Trajectorien bezeichnen, in welchen die kleinsten Theilchen allmählich weiter nach aussen rücken. Die Übereinstimmung wird so vollständig als möglich, wenn die anticlinen Wandrichtungen von Anfang an dem Verlaufe der Trajectorien entsprechen.

Es giebt nun freilich noch Störungen ganz anderer Art, welche unter Umständen die Richtung der Zellreihen total verändern, zugleich aber mit wirklichen Verschiebungen der Theilchen verbunden sind: ich meine die Ungleichheiten des spätern intercalaren Wachsthums in einer mit den Trajectorien sich kreuzenden Richtung. So verlaufen z. B. bei manchen exotischen Orchideen die Zellreihen der Wurzelhülle ursprünglich radial, auf dem medianen Längsschnitt quer, im ausgewachsenen Zustande dagegen schieflongitudinal und zwar von der innern Grenze am basiscopen Ende nach der Aussenseite des acroscopen. Es mag indessen genügen, auf diese Verschiebungen, die den eigentlichen Kern unserer Frage nicht berühren, kurz hingewiesen zu haben.

4.

Nachdem ich im Vorhergehenden die verschiedenen Vorkommnisse, welche nach meiner Auffassung aus demselben

mechanischen Hintergrunde heraus zur Erscheinung kommen, im Zusammenhange zu erläutern versucht habe, scheint es mir geboten, nachträglich diejenigen Punkte noch besonders zu beleuchten, in welchen meine Darstellung mit derjenigen von Sachs[1]) nicht übereinstimmt. Sachs erklärt sowohl die Richtung der Markstrahlen als der anticlinen Zellreihen in der Scheitelregion von Stämmen und Wurzeln aus der Art und Weise, wie beim Wachsthum durch Zellbildung die neuen Wände sich an die schon vorhandenen ansetzen. Als Regel wird hierbei die „rechtwinklige Schneidung" angenommen, die ja auch unzweifelhaft in vielen Fällen annähernd zutrifft. Der Verlauf der Markstrahlen und der anticlinen Reihen in Zellflächen und Zellkörpern fällt hiernach unter denselben Gesichtspunkt, wie die Wandrichtungen in Sporen, Eizellen, Pollenmutterzellen, Scheitelzellen etc. Überall ist es die rechtwinklige Schneidung, als Regel für die Wandbildung in der Zelle gedacht, welche den Verlauf der Trajectorien bestimmt. Mechanische Momente kommen dabei nicht in Betracht, denn die Vorgänge innerhalb der Zelle sind mechanisch unerklärt.

Nach meiner Auffassung dagegen bilden die Zelltheilungen eine Erscheinung für sich, die ich im Vorhergehenden nicht berührt habe, und die trajectorische Reihenbildung wird aller Orten von denselben mechanischen Principien beherrscht, welche die Richtung der Micellarreihen in Stärkekörnern und verdickten Zellmembranen etc. bedingen. Damit soll natürlich nicht in Abrede gestellt sein, dass der Parallelismus zwischen den später auftretenden Einzelwänden und den Trajectorien wesentlich zur Verdeutlichung des Bildes beiträgt; mit andern Worten: dieser Parallelismus erhöht den Effect, auf den es hier ankommt, aber er ist nicht die Bedingung desselben.

Gerade die Markstrahlen, welche mit zu den deutlichsten und instructivsten Trajectorienbildungen gehören, liefern ein vortreffliches Beispiel für die Richtigkeit dieser Auffassung. Es sei *abcd* in der schon oben citirten Fig. 4 auf Taf. II eine Zelle des Markstrahlenmeristems, *ab* die Xylem-, *cd* die Rindenseite derselben. Die Seitenwände sind absichtlich beliebig schief angenommen. Dann rücken die Punkte *c* und *d*, wie wir gesehen

1) Arbeit. des bot. Instituts in Würzburg, II. Bd., S. 46 u. 185.

haben, in Folge der Thätigkeit des Verdickungsringes auf den durch punktirte Linien bezeichneten Wegen nach aussen, und nur wenig verschieden davon ist die Richtung, in welcher die ursprünglichen Wände *ac* und *bd* in spätern Stadien verlängert erscheinen. Um diese Verlängerungen mit annähernder Genauigkeit zu construiren, hat man nur nöthig, die Formveränderungen unserer Meristemzelle für eine grössere Anzahl von Stufen anzugeben und auf jeder Stufe einen innern Theil der Zelle in den unveränderlichen Dauerzustand übergehen zu lassen (die Fortsetzung auf der Aussenseite mag der Vereinfachung wegen vernachlässigt werden). Und um die seitlichen Wände dieses fixirten Theils thatsächlich vor jeder Verschiebung zu schützen, kann man sich einen beliebigen Wandbildungsprocess in den Nachbarzellen oder im Markstrahl selbst hinzudenken, wie er in der Figur durch das rechtwinklige Gitterwerk veranschaulicht ist. Die neu auftretenden Zellwände haben also für unsere Betrachtung bloss den Zweck, die seitlichen Grenzlinien des Markstrahls in derjenigen Lage festzuhalten, in welcher der Übergang zum Dauergewebe stattgefunden; ihre Richtung ist völlig irrelevant. Betreffend die weitere Durchführung der Construction verweise ich auf die Figur, zu deren Erklärung ich bloss noch beifüge, dass die successiven Lagen der Wand *cd* mit $c_1 d_1$, $c_2 d_2$, $c_3 d_3$. . . und die fixirten Zuwachse des Dauerzustandes der Reihe nach mit 1, 2, 3 . . . bezeichnet sind, wobei übrigens die pericline Grenzlinie nach Form und Neigung beliebig gezogen werden kann. Das Übrige ist aus den gezeichneten Linien zu ersehen. Als resultirende Grenzwände des Markstrahls im Dauerzustande erhält man die gebrochenen Linien ac_5 und bd_5, welche das ganze System der Geraden nach innen begrenzen; für unendlich viele Stufen gehen dieselben in Curven über, welche den punktirten Trajectorien cc_5 und dd_5 rasch näher rücken. Die Mitte des Markstrahls fällt genau mit der vorgezeichneten Trajectorie zusammen.

Es kann hiernach keinem Zweifel unterliegen, dass die Fortsetzung des Markstrahls nach aussen einzig und allein durch die radiale Verlängerung der gegebenen Meristemzelle und die damit verbundene fortschreitende Differenzirung auf ihrer Innenseite bedingt wird. Ob sich diese Zelle im Verlaufe des Wachsthumsprocesses irgendwie theilt oder in unserer Vor-

stellung etwa bloss nach Art der Diatomeen eine allmählich vorrückende wachsthumsfähige Zone besitzt, aus welcher nach innen der Dauerzustand hervorgeht, das hat auf die Richtung des resultirenden Markstrahls keinen Einfluss. Es kommt überhaupt nicht darauf an, ob das kleine Flächenelement *abcd* in Fig. 4 als Zelle oder Zellgruppe, oder als homogene Substanz gedacht wird, sondern bloss darauf, dass diesem Flächenelement das vorausgesetzte Wachsthumsbestreben zukommt, und dass die daraus hervorgehenden Dauerproducte in derjenigen Lage fixirt bleiben, die sie während der Bildung eingenommen.

Dieselbe Betrachtungsweise lässt sich bei andauerndem Wachsthum in einer Richtung überall anwenden. Wächst z. B. eine beliebige Gewebezelle vorherrschend in der Längsrichtung, und sind die entstehenden Dauerproducte von gleicher Beschaffenheit und überdies von den benachbarten deutlich verschieden, so bilden sich nothwendig längsverlaufende Reihen oder Stränge. Man denke z. B. an die Entwicklung der porösen Gefässe, der Siebröhren, der gegliederten Milchsaftgefässe u. s. w., sowie überhaupt an die Längsreihen im Mark- und Rindenparenchym oder in beliebigen andern Geweben mit intercalarem Wachsthum. Und wenn das fragliche Gewebe zugleich eine quer gestellte Wachsthumszone besitzt oder überhaupt quer verlaufende Schichten unterscheiden lässt, so bilden natürlich die Längsreihen rechtwinklige Trajectorien zu diesen Schichten. Aus demselben Grunde ordnen sich die Korkzellen in Folge der radialen Streckung ihrer Mutterzellen in gleich gerichtete Reihen, welche die Schichten des Korkes, wo solche vorhanden sind, ungefähr rechtwinklig schneiden, und ähnliche Beispiele liefern auch die innern Rindenzellen vieler Wurzeln, die Meristemreihen von *Dracaena* etc. Dabei ist wohl zu beachten, dass in manchen hierher gehörigen Fällen sowohl die ursprünglichen wie die neu auftretenden Wände schief zur herrschenden Wachsthumsrichtung gestellt sind, die Reihenbildung aber dessenungeachtet stets deutlich hervortritt.

5.

Zum Schlusse glaube ich einige der hierher gehörigen Fälle, insbesondere die auf Taf. II dargestellten mikroskopischen

Objecte, noch speciell besprechen zu sollen. In Fig. 2 der genannten Tafel ist die schematisirte Querschnittsansicht eines Lindenzweiges wiedergegeben, um den Verlauf der Markstrahlen in der peripherischen Jahresschicht zu veranschaulichen. Die Neigungswinkel sind nach einer mit der Camera aufgenommenen Originalskizze mit möglichster Genauigkeit, jedoch nur für eine bestimmte Anzahl von Punkten und unter Vernachlässigung etwaiger schwacher Krümmungen eingetragen. Die Symmetrieaxe der Spannungen trifft die Umrisslinie in *a*; sie fällt also annähernd (aber nicht genau) mit dem Orte des stärksten Wachsthums zusammen. Die Ablenkung der Markstrahlen von der orthogonalen Richtung nimmt nach beiden Seiten bis zu den mit *m* bezeichneten Punkten zu und jenseits dieser Punkte wieder ab, um in *b* und *c* auf Null herunter zu sinken. Das Maximum der Ablenkung beträgt auf der linken Seite = 21° (die Neigung zur Umrisslinie also = 69°), auf der rechten Seite dagegen nur = 12° (Neigung zur Umrisslinie = 78°). Dergleichen Differenzen sind in der Natur etwas Gewöhnliches, wenn sie auch nicht immer diesen auffallenden Grad erreichen; sie haben ihren Grund darin, dass die Rindenhälften rechts und links von der Axe ungleiche Zugkräfte entwickeln, was gewöhnlich schon durch die ungleiche Mächtigkeit angedeutet ist. Auf den nächst innern Jahrring scheinen diese Verschiebungsvorgänge ohne Einfluss geblieben zu sein.

Ein erheblich complicirteres Beispiel abgelenkter Markstrahlen ist in Fig. 8 auf Taf. II abgebildet. Die Figur stellt einen Stammquerschnitt von *Passerina filiformis* dar. Die vier äussern Jahrringe sind mit den Ziffern *1*, *2*, *3*, *4* bezeichnet; in jedem Jahrring steht die zugehörige Ziffer in der Nähe der Symmetrieaxe. Die Ablenkungen der Markstrahlen innerhalb einer Jahresschicht sind normal; da jedoch die Maxima des Zuwachses nicht in denselben Radius fallen, sondern mehr oder weniger, für *2* und *3* beispielsweise um ca. 90° gegen einander verschoben sind, so erscheinen die Markstrahlen an der Grenze der betreffenden Jahrringe gebrochen. Hiernach ist auch in diesem Falle die Richtung der Markstrahlen im einzelnen Jahrring nur abhängig von den Zugkräften, welche während seiner Entstehung wirksam waren; nachträgliche Verschiebungen lassen sich nicht constatiren.

Von Ablenkungen der Radialreihen bei elliptischer Form der Periclinen habe ich in Fig. 10 der nämlichen Tafel einen Querschnitt durch die jugendliche Blattscheide eines Rhizoms von *Convallaria majalis*, und zwar nur die Partie innerhalb des Gefässbündelringes, dargestellt. Die Figur soll nicht das eigentliche Zellnetz, sondern bloss die schiefwinklige Kreuzung der Reihen als Folge der stärkern Spannung in den Scheiteln der Ellipsen veranschaulichen. Man begegnet übrigens ganz analogen Abweichungen auch bezüglich des Markstrahlenverlaufes in Stammorganen mit elliptischem Querschnitt. Nur kommt es hier öfter vor, dass der Zuwachs in der Richtung der kleinen Axe viel stärker ist, so dass die elliptische Querschnittsform des jungen Zweiges schon frühzeitig in die kreisförmige übergeht. In diesem Falle besitzt häufig der stärkere Zuwachs das Übergewicht über die stärkere Krümmung und verschiebt dementsprechend die Trajectorien nach der kleinen Axe zu.

Endlich ist in Fig. 11 noch ein Gewebe mit nicht geschlossener Umrisslinie, nämlich der Wurzelkörper von *Triticum repens* (mit Weglassung der Wurzelhaube) dargestellt, um die Ablenkung der Radialwände in der Epidermis zu veranschaulichen. Die verdickte Aussenwand nimmt hier offenbar am Scheitelwachsthum nicht in gleichem Maasse activen Antheil, wie das übrige Gewebe; sie wird daher durch das Vorrücken des Urmeristems gespannt, und da sie nach unten zu stärker wird, so zieht sie die ursprünglich rechtwinkligen Wände nach rückwärts. Die Ablenkung erreicht ihr Maximum in *m*, wo sie ca. 20^0 beträgt; von da an nimmt sie wieder ab und verschwindet allmählich. Dabei verdient noch der Umstand Beachtung, dass die intercalaren Wände, welche nachträglich in der Epidermis entstehen, den abgelenkten gewöhnlich parallel verlaufen, also schon im Moment der Entstehung schief gestellt sind.

Ähnliche Verschiebungen der Wandrichtungen und der trajectorischen Reihen durch den Zug gespannter Schichten kommen im Gewebe häufig vor. Die peripherischen Kappen der Wurzelhaube zeigen z. B. in vielen Fällen eine Annäherung der Anticlinen an die Mediane, ebenso die Zellreihen der Ovula etc. Das Vorhandensein eines tangentialen Zuges ist allerdings bei manchen hierher gehörigen Geweben nicht constatirt, weil bis

jetzt Niemand darauf geachtet hat; für die peripherischen Schichten der Wurzelhaube jedoch ist daran nicht zu zweifeln.

Was nun noch die nichtzelligen Gebilde betrifft, deren kleinste Theilchen ebenfalls trajectorische Curven beschreiben, so habe ich in Fig. 6 der Taf. II zwei einseitig verdickte Zellmembranen aus der Schutzscheide des Rhizoms von *Triticum repens*, in Fig. 7 eine mechanische Zelle aus der Granne von *Arrhenatherum elatius* dargestellt. Die Porencanäle dieser Zellwände schneiden die Schichten ziemlich genau rechtwinklig. Bei der Durchmusterung zahlreicher Fälle habe ich indess eine Ablenkung nach dem Orte des stärksten Zuwachses hin wiederholt beobachtet. Dagegen bemerke ich ausdrücklich, dass extrem schiefwinklige Kreuzungen, wie man sie hin und wieder in den zur Veranschaulichung der Porencanäle bestimmten Abbildungen dargestellt findet[1]), in Wirklichkeit niemals vorkommen.

Bezüglich der Risse in Stärkekörnern verweise ich auf die Darstellungen Nägeli's. Wie bekannt, verlaufen dieselben ziemlich genau rechtwinklig zur Schichtung. Um solche Risse hervorzurufen, lässt man die Körner am besten einige Zeit in Alkohol liegen und bringt sie nachher in Wasser oder in verdünntes Glycerin. Quellungsmittel, welche eine Structuränderung bewirken, sind weniger günstig. Um durch perspectivische Ansichten nicht irre geführt zu werden, ist es rathsam, nur solche Spalten zu beobachten, welche unter dem Mikroskop genau senkrecht stehen und demgemäss beim Wechsel der Einstellung keine Verschiebungen zeigen. An solchen Profilansichten feiner Rissflächen habe ich entweder keine oder doch nur sehr geringe Ablenkungen von der rechtwinkligen Schneidung beobachtet.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—6 u. 8: Verschiedene Curvensysteme und ihre Trajectorien.

Fig. 1. Cardioiden, welche um 180° gegen einander gedreht erscheinen.

Fig. 2. Curven, welche an die Wandrichtungen in der Wurzelhaube erinnern; die Kappen Neil'sche Parabeln, ihre Trajectorien gewöhnliche Parabeln.

1) Vgl. z. B. Weiss, Anatomie der Pflanzen, S. 30, Fig. 38.

Fig. 3. Nichtconcentrische Kreise, die sich von innen in einem Punkte berühren, die Centren sämmtlich auf der Ordinatenaxe. Ihre Trajectorien sind ebenfalls Kreise, die den Berührungspunkt mit jenen gemein haben, deren Centren aber auf der Abscissenaxe liegen.

Fig. 4. Nichtconcentrische Kreise, die sich nirgends berühren; die Centren auf der Abscissenaxe. Die Trajectorien hierzu sind ebenfalls Kreise, welche sämmtlich durch die Punkte i und i' gehen und deren Centren auf der Ordinatenaxe liegen.

Fig. 5. Ähnliche und ähnlich gelegene Ellipsen, deren Axen sich verhalten wie $1 : \sqrt{2}$. Die Trajectorien sind gewöhnliche Parabeln.

Fig. 6. Lemniscaten von der Form ∞; ihre Trajectorien ebenfalls Lemniscaten, aber um 45^0 gegen jene gedreht.

Fig. 7. Elastisches Band zur Erläuterung der Spannungen und ihrer Ausgleichung in den Tangentialreihen.

Fig. 8. Gewöhnliche Parabeln, welche an die Kappen der Wurzelhaube erinnern; die Trajectorien sind Curven, welche der Gleichung $y = e^{-\frac{1}{p}(x+c)}$ entsprechen.

Tafel II.

Fig. 1. Nichtconfocale Lemniscaten von der Form der getrennten Ovale; die Trajectorien sind ebenfalls nichtconfocale Lemniscaten, die aber nur aus einem Zweige bestehen und um 45^0 gegen jene gedreht sind. Die zusammengehörigen Curvenstücke sind mit den nämlichen Ziffern bezeichnet.

Fig. 2. Schematisirter Querschnitt durch einen Lindenzweig, um die Richtung der Markstrahlen im peripherischen Jahrring zu veranschaulichen.

Fig. 3. *A* System concentrischer Schichten, welche durch einseitig gefördertes Dickenwachsthum in das nichtconcentrische System *B* übergehen, wobei die radialen Reihen zu orthogonalen Trajectorien werden.

Fig. 4. Construction zur Erläuterung der Reihenbildung für den Fall, dass die ursprünglichen Wände *a c* und *b d* einer Meristemzelle schief gegen die orthogonal-trajectorische Richtung gestellt sind.

Fig. 5. Construction, um das Zustandekommen eines Zuges nach der Symmetrieaxe durch einseitig gefördertes Wachsthum zu erklären.

Fig. 6. Zellen mit einseitiger Wandverdickung aus dem Rhizom von *Triticum repens*. Die Porencanäle bilden orthogonale Trajectorien.

Fig. 7. Eine ähnlich verdickte Zelle aus der Granne von *Arrhenatherum elatius*.

Fig. 8. Querschnitt durch den Stamm von *Passerina filiformis*. Da die Maxima des Zuwachses in den successiven Jahrringen nicht in den gleichen Radius fallen, so erscheinen die Markstrahlen an der Grenze gebrochen.

Fig. 9. Querschnitt durch den Stamm von *Cytisus Laburnum*. Zeigt das Verhalten der Markstrahlen bei Überwallungen.

Fig. 10. Querschnitt durch die Blattscheide oberhalb der Rhizomspitze von *Convallaria majalis*, innerer Theil. Die Figur veranschaulicht die Ablenkung der Anticlinen bei elliptischer Form der Periclinen.

Fig. 11. Medianer Längsschnitt durch den Wurzelkörper von *Triticum repens*. Zeigt die Ablenkung der radialen Wände in der Epidermis; Maximum der Ablenkung bei *m*.

Zusatz

(October 1897).

Die Voraussetzungen, von denen ich bei Abfassung der vorstehenden Mittheilung ausgegangen bin, haben seitdem eine Einschränkung erfahren. Wir wissen jetzt, dass das Dickenwachsthum der Membranen und ebenso das Wachsthum der Stärkekörner vorwiegend auf Neubildung von Lamellen beruht, welche auf die bereits vorhandenen sich ablagern. Nachträgliche Intussusceptionsvorgänge, welche die zur Ablenkung der anticlinen Trajectorien erforderlichen Zugspannungen herbeiführen könnten, sind zwar damit nicht ausgeschlossen; sie lassen sich im Gegentheil in manchen Fällen zweifellos nachweisen, erreichen aber, wie es scheint, in der Regel nur einen geringen Betrag. Daher sind denn auch die Porencanäle in einseitig verdickten Membranen und die radialen Risse der excentrisch gebauten Stärkekörner nur wenig, oft fast gar nicht abgelenkt.

Die Entstehung radialer Risse in Stärkekörnern ist übrigens auch bei ausschliesslicher Auflagerung neuer Lamellen begreiflich, weil die thatsächlichen Cohäsionsverhältnisse der Stärkesubstanz von der Art und Weise, wie man sich ihr Wachsthum zu denken hat, unabhängig sind. Nur die Ablenkung dieser Risse nach der Symmetrieebene excentrischer Schichtencomplexe hin ist ohne innere Vorgänge, welche Spannungen verursachen, nicht zu erklären.

Das bekannteste und zugleich instructivste Beispiel hierher gehöriger Ablenkungen bieten die Markstrahlen der Holzstämme mit excentrischem Mark, weil hier das Dickenwachsthum im Cambiumring localisirt ist und durch die Zugspannungen der Rinde in sehr augenfälligem Grade beeinflusst wird. Der Einwand, dass ein cambiales Gewebe sich doch nicht wohl wie eine weiche amorphe Masse, z. B. wie Bildhauerthon, verhalten könne, ist durchaus hinfällig, wie sich ohne Weiteres aus der Übereinstimmung der beobachteten Markstrahlencurven mit den für eine plastische Substanz berechneten ergibt. In dieser Beziehung gewähren namentlich die bei Verwachsungen von holzigen Axenorganen vorkommenden Ablenkungen ein besonderes Interesse. Hierauf bezügliche Erläuterungen und Abbildungen findet man bei R. Hoffmann: Untersuchungen über die Wirkung mechanischer Kräfte auf die Theilung, Anordnung und Ausbildung der Zellen beim Aufbau des Stammes der

Laub- und Nadelhölzer (Berliner Inauguraldissert. 1885). Die Curven, welche die Markstrahlen in Folge des gegenseitigen Druckes der im Verwachsen begriffenen Stammorgane bilden, sind annähernd logarithmische Linien, welche bekanntlich dadurch charakterisirt sind, dass die Ordinaten in geometrischer Reihe fortschreiten, wenn die Abscissen in arithmetischer Reihe wachsen. Nehmen wir z. B. an, der gegenseitige Druck bewirke in einer bestimmten Zeiteinheit eine tangentiale Verbreiterung der gedrückten Cambiumzone um 50 %, wobei die ursprünglich radial gestellten Zellreihen zu beiden Seiten der Symmetrielinie in entgegengesetzter Richtung entsprechend abgelenkt werden, so ergiebt sich für die successiven Ordinatenlängen die Reihe 1, $\frac{3}{2}$, $(\frac{3}{2})^2$, $(\frac{3}{2})^3$, $(\frac{3}{2})^4$ etc.

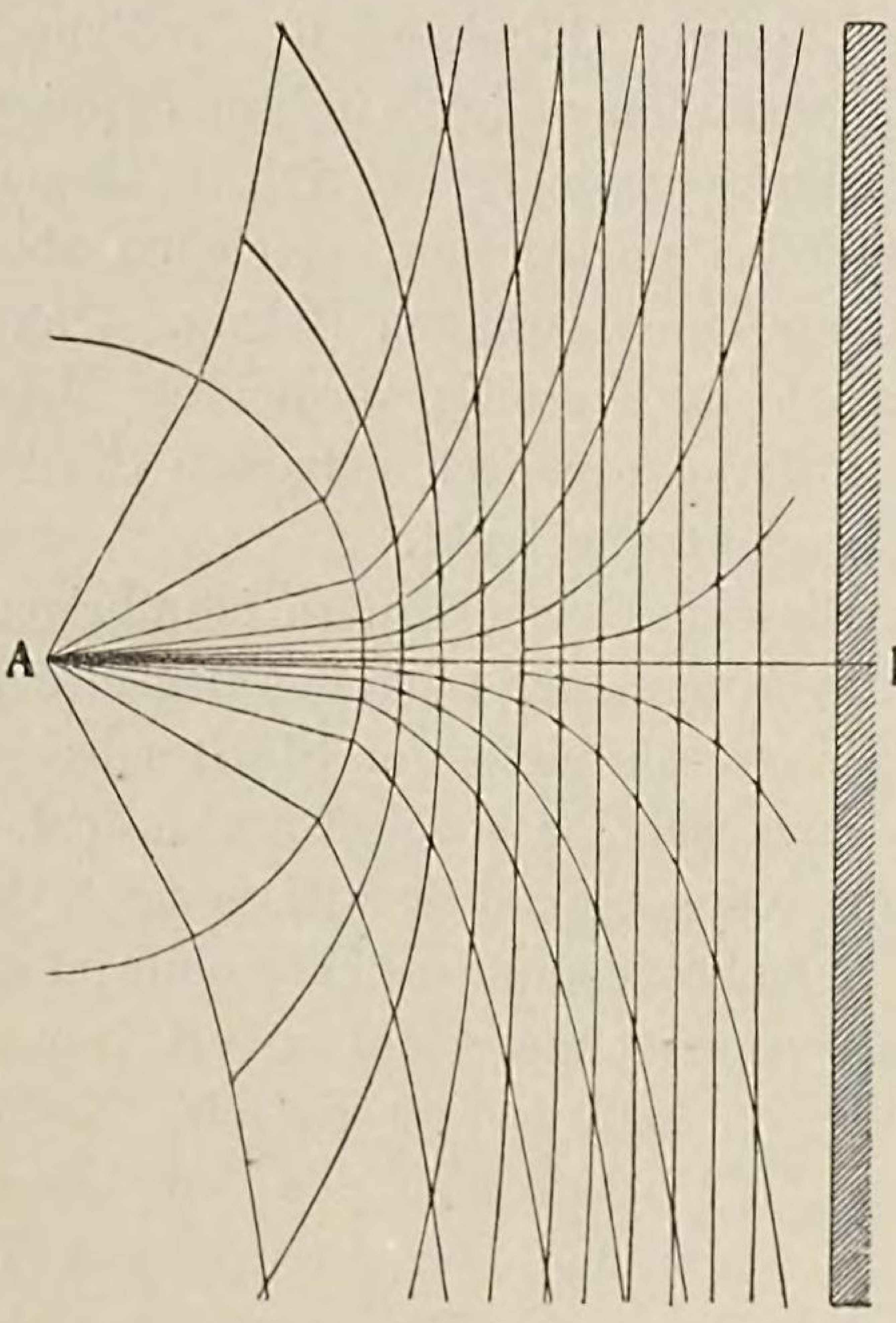


Fig. 1.

Nach diesem Verhältniss sind in nebenstehender Figur die Markstrahlcurven construirt. Das Constructionsprincip ist aber nur für diejenige Region zutreffend, in welcher der Cambiumring in radialer Richtung zusammengedrückt wird. Nach den Seiten hin ist diese Voraussetzung nicht mehr statthaft. Der Verlauf der Markstrahlen müsste hier folglich in anderer Weise, nach Maassgabe der radialen und tangentialen Componenten, ermittelt werden.

Die Grenzlinien der Zuwachse betreffend, welche arithmetisch fortschreitenden Abscissenwerthen entsprechen, sei noch bemerkt, dass sich dieselben als Bogen von Ellipsen erweisen, deren kleine Axen in die Richtung *A B* fallen und gleich dem Durchmesser des Anfangskreises sind, während die grossen Axen nach der Reihe $\frac{3}{2}$, $(\frac{3}{2})^2$, $(\frac{3}{2})^3$ zunehmen.

B

Spaltöffnungen

II.

Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen.

Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1881, S. 833—867.

Hierzu Taf. III.

Obschon die Spaltöffnungen der Pflanzen sowohl anatomisch als entwicklungsgeschichtlich zu den bekanntern Objecten gehören, lag es doch in der bisherigen, vorzugsweise beschreibenden Richtung der Anatomie begründet, dass naheliegende Fragen bezüglich der Wechselbeziehung zwischen Bau und Function unberücksichtigt blieben. Man wusste, dass die Schliesszellen unter gewissen Umständen ihren Turgor steigern und dadurch jene Formveränderungen veranlassen, welche das Öffnen der Spalte bedingen; aber man fragte nicht nach den anatomischen Thatsachen, welche die zur Erhöhung des Turgors erforderliche Wasseraufnahme ermöglichen oder erleichtern. Man kannte den Zusammenhang zwischen Epidermis und Schliesszellen und konnte nicht im Zweifel darüber sein, dass beim Öffnen der Spalte häufig auch die angrenzende Region der Epidermis mit ihrer oft sehr verdickten Aussenwand eine entsprechende Verschiebung erfährt; aber man versäumte es, den Formverhältnissen nachzugehen, welche der Ausdruck der zur Verschiebung nöthigen Beweglichkeit sind[1]). Man war auch hinlänglich orientirt über die eigenthümlichen Membranverdickungen der Schliesszellen selbst, da hierüber schon Mohl[2]) sorgfältige Untersuchungen veröffentlicht hat; aber man kümmerte sich allzuwenig um die Bedeutung,

[1]) Abbildungen hierher gehöriger Formverhältnisse finden sich natürlich hin und wieder, so z. B. bei Strasburger (Jahrb. f. wiss. Bot., V, Taf. 40, Fig. 114 u. 115); doch legen die Autoren hierauf kein Gewicht.

[2]) Bot. Zeitg. 1856, S. 697 ff.

welche diesen Verdickungsleisten im Mechanismus der Spaltöffnungen zukommen könnte. Selbst N. J. C. Müller[1]), welcher das Spiel des Öffnens und Schliessens in neuerer Zeit am eingehendsten untersuchte, legt das Hauptgewicht auf den Gegensatz zwischen Cuticula und Cellulose, nicht auf die Verdickung selbst.

Diese Lücken theilweise auszufüllen, ist der Zweck der folgenden Mittheilung.

I.

Ich beginne mit der Hervorhebung derjenigen Einrichtungen, welche die Beweglichkeit der Schliesszellen auf der convexen oder Rückenseite bedingen, speciell mit Rücksicht auf die Stelle, wo sie mit der Epidermis-Aussenwand verwachsen sind. Man könnte diesen Apparat, da er in manchen Fällen die Bewegungsart eines Charniergelenkes, in andern wenigstens die elastische Nachgiebigkeit einer Synchondrose besitzt, als Hautgelenk der Spaltöffnungen bezeichnen. Betrachten wir z. B. die Querschnittsansichten Fig. 1—5, 8, 13, so fällt sofort die verdünnte Stelle der Epidermiswand rechts und links von den Schliesszellen in die Augen (man vgl. die Erklärung der Figuren). Bald ist es nur eine äusserst schmale Rinne in der dicken Aussenwand, welche bloss eine drehende Bewegung um die dünnste Stelle gestattet, so z. B. bei *Prunus Laurocerasus* (Fig. 1), *Myrtus communis, Calothamnus torulosus* (Fig. 18) u. a., bald eine etwas breitere Membranlamelle von gleichmässiger Dicke, bei den Cyperaceen z. B. die ganze Aussenwand der Nebenzelle (Fig. 8), und in solchen Fällen ist die Erweiterung der eigentlichen Spalte mit einer Auswärtskrümmung dieser Lamelle, der Schluss der Spalte dagegen mit einer Streckung verknüpft. Sehr fest gebaute Blätter besitzen allerdings zuweilen auch ziemlich derbwandige Gelenke, denen man nur eine beschränkte Beweglichkeit zuschreiben darf; aber nirgends habe ich an Organen mit starker Epidermis das gänzliche Fehlen einer weniger verdickten Stelle constatiren können. Nur wo die Aussenwand der Epidermis sehr schwach ist und in Folge dessen einem seitlichen Druck leicht nachgiebt, fehlt die fragliche Einrichtung vollständig, weil sie in diesem Falle überflüssig wäre.

[1]) Jahrbücher f. wiss. Bot., VIII, S. 75 ff.

Von diesen gelenkartigen Verbindungen mögen einzelne Formen, welche als charakteristische Eigenthümlichkeiten gewisser Pflanzen Beachtung verdienen, noch besonders erwähnt werden. Bei *Prunus Laurocerasus*, *Westringia longifolia*, *Eucalyptus cordata* und *teretiformis*, *Ilex Aquifolium*, *Chamaerops humilis* u. a. befindet sich im Gelenk auch auf der Aussenseite der Epidermiswand eine rinnenförmige, von der Cuticula ausgekleidete Vertiefung, welche der von innen vorspringenden ungefähr entspricht. Dieselbe erscheint zuweilen als eine scharfe Falte, mit nach innen gerichtetem spitzen Winkel, häufiger jedoch als muldenförmige Einsenkung, welche durch alle Abstufungen der Verflachung in die ebene Epidermis übergeht. Hieran schliessen sich gewissermaassen auch die Spaltöffnungen von *Aloë soccotrina* und *nigricans*, *Templetonia glauca* (Zweige), *Allium altaicum* und *Cepa* (Fig. 10), *Pimelea decussata*, *Fusonia hakeaeformis* (Fig. 5), welche jedoch in Folge der vertieften Lage der Schliesszellen und der aussergewöhnlichen Dicke der Epidermis-Aussenwand ein merklich abweichendes Bild gewähren. Die Schliesszellen sind gleichsam aufgehängt an den Rändern der Spalte oder der rundlichen Öffnung, welche die Aussenwand der Epidermis durchsetzt, und zwar mittelst zarter Membranlamellen, welche zu den benachbarten, rechts und links an die Spaltöffnung grenzenden Zellen der Epidermis gehören. Eine ähnliche Aufhängung beobachtet man auch bei manchen „eingesenkten" Spaltöffnungen, d. h. bei solchen, wo auch die Mittelpunkte der Schliesszellen im Vergleich mit denjenigen der benachbarten vertieft liegen, so z. B. bei *Dioon edule*, *Cycas revoluta*, *Makrozamia cylindrica* (Fig. 13), *Araucaria brasiliensis*, *Pinus Laricio* (Fig. 12) etc.

Weitere beachtenswerthe Formen, die sich theils an *Allium* und *Templetonia*, theils den bezeichneten Gymnospermen anreihen, bieten *Laurus nobilis* und *Camphora*, *Olea europaea*, *Acacia acinacea* und *leprosa* (Fig. 3), *Viminaria denudata* — sämmtlich Pflanzen, deren Schliesszellen wirklich oder scheinbar kleiner sind als die benachbarten Epidermiszellen und in Folge dessen etwas vertieft zu liegen scheinen, obschon ihre Mittelpunkte, wie bei *Allium* und *Aloë*, mit denen der Epidermiszellen in gleichem Niveau liegen. Die Übereinstimmung mit den Gymnospermen bezieht sich also nur auf die Art der Aufhängung, nicht auf die vertiefte Lage.

Es mag noch besonders betont werden, dass in allen Fällen, wo die dicke Aussenwand der Epidermis über den Schliesszellen unterbrochen ist, sei es in Form einer länglichen Spalte, wie bei *Allium*, oder in derjenigen eines vertieften Trichters, wie bei *Hakea*, *Pinus* etc., die dickwandigen Ränder solcher Unterbrechungen als durchaus starre Gebilde zu betrachten sind, die sich weder näher rücken noch von einander entfernen können. Die Bewegung des Öffnens und Schliessens der Spaltöffnungen wird also einzig und allein durch die im Vorhergehenden erwähnte gelenkartige Verbindung ermöglicht, sofern nicht etwa anderweitige Formänderungen der Schliesszellen, die keine Horizontalbewegung voraussetzen, sich innerhalb gewisser Grenzen als ausreichend erweisen.

Eine zweite Eigenthümlichkeit, welche für den Bau der Spaltöffnungen ebenso charakteristisch ist, liegt darin, dass der diosmotische Verkehr zwischen Schliesszellen und benachbarten Epidermiszellen durch die Zartheit der trennenden Wand oder doch eines Theiles derselben erleichtert wird. Bei mechanisch schwach gebauten Schliesszellen ist diese Wand in ihrer ganzen Ausdehnung dünn und leicht permeabel; bei den stärkern ist es wenigstens ein Längsstreifen auf der Rückenseite der Zelle. Selbst wenn das Lumen der Schliesszellen im Querschnitt nur noch als enge Spalte erscheint, grenzt der Aussenrand dieser Spalte an die bezeichnete, oft überaus zarte Membranlamelle (Fig. 1, 2, 4, 8 u. a.). Man darf getrost behaupten, dass alle Abbildungen der Lehrbücher und Originalabhandlungen, welche diese verdünnte Stelle nicht zeigen (was häufig genug vorkommt), in diesem Punkte unrichtig sind.

In einzelnen Fällen weist auch die chemische Beschaffenheit der Wand an dieser verdünnten Stelle auf ihre Bedeutung für den Säfteverkehr hin. So ist z. B. bei *Makrozamia cylindrica* (Fig. 13) die stark verdickte Wand der Schliesszellen in ihrem ganzen Umfange cuticularisirt; nur diese eine Stelle (bei *i* in unserer Figur), welche die Aufnahme und Abgabe von Wasser ermöglicht, besteht aus gewöhnlicher Cellulose und wird dem entsprechend von concentrirter Schwefelsäure gelöst. Ähnlich verhalten sich auch *Pinus Laricio* und, wie es scheint, auch die übrigen *Pinus*-Arten (so z. B. *P. Pinaster, P. Pumilio, P. palustris* Ait.) und manche andern Coniferen. Auch hier ist die Membran

der Schliesszellen bis auf die fraglichen Verbindungsstreifen cuticularisirt. Der Streifen selbst gewährt bei *Pinus* auf Querschnittsansichten ungefähr das Bild eines grossen Porus (Fig. 12 bei *i*); man überzeugt sich jedoch bei genauerer Untersuchung, dass der vermeintliche Porenraum mit einer das Licht schwach brechenden Cellulose ausgefüllt ist, welche in Jod und Schwefelsäure bläuliche Färbung annimmt. Andere der untersuchten Coniferen dagegen, wie z. B. *Podocarpus salicifolia*, zeigten bei etwas abweichenden Umrisslinien die normale Verdünnung der Membran, die übrigens auch hier nur an dieser verdünnten Stelle nicht cuticularisirt ist.

Ebenso constant, wie auf der Rückenseite, zeigt die Wandung der Schliesszellen auch auf der Bauchseite, wo sie die eigentliche Spalte begrenzt, eine dünne Stelle, die sich freilich in vielen Fällen auf einen äusserst schmalen Streifen reducirt. So oft nämlich das Lumen der Schliesszellen sehr verengt ist, erreicht diese Verengung auf der Spaltenseite einen höhern Grad als auf der entgegengesetzten, und nicht selten bilden hier die inneren Grenzflächen der Membran geradezu eine scharfe Kante (Fig. 4, 11, 17, 18). Das Lumen hat alsdann im ganzen mittleren Theil die Form einer Messerklinge. Aber auch abgesehen von diesen kleinen Eigenthümlichkeiten, unterscheidet sich die verdünnte Membranstelle auf der Spalten- oder Bauchseite in einem wesentlichen Punkt von derjenigen auf der Rückenseite. Wenn nämlich die Cuticula, wie es öfter vorkommt, nicht bloss den Vorhof auskleidet, sondern auch die Bauchwand der Schliesszellen bis zur Athemhöhle überzieht, dann zeigt dieselbe auch an der fraglichen verdünnten Stelle keine Unterbrechung. Hier steht also offenbar die Zartheit der Membran nicht etwa mit einem auf diese Stelle angewiesenen Säfteverkehr in Beziehung, weil ein solcher die theilweise oder gänzliche Verkorkung ausschliessen würde; auch lässt sich ein derartiger Verkehr zwischen den Schliesszellen und der luftführenden Spalte von vornherein nicht erwarten. Der betreffende Membranstreifen kann also nur eine mechanische Bedeutung haben, und es soll später gezeigt werden, in welcher Weise derselbe bei den Bewegungen der Schliesszellen betheiligt ist.

Ob die spaltenförmig verengten Lumina der Schliesszellen

in eine mit der Epidermis parallele Ebene fallen oder aber gegen dieselbe geneigt sind, ist offenbar von untergeordneter Bedeutung und mag hier unberücksichtigt bleiben. Für die im Vorhergehenden angedeuteten Gesichtspunkte ist diese Neigung irrelevant.

Weniger leicht lässt sich die eigenthümliche Verdickung der Schliesszellmembranen kurz charakterisiren; denn das Gemeinsame der hierher gehörigen Vorkommnisse liegt in der That fast nur im Vorhandensein irgend welcher Verdickungsleisten, während Form, Stärke und Anordnung derselben mannigfach variiren.

Die gewöhnliche Form, welche namentlich bei Mono- und Dicotylen mit mechanisch schwach gebauter Epidermis ungemein häufig vorkommt, ist die in Fig. 6, 9, 11 dargestellte. Die Verdickungsleisten liegen hier auf der Bauchseite der Schliesszellen und erscheinen in der Querschnittsansicht als drei- oder viereckige Massen mit den bekannten vorspringenden Hörnchen. Mit Rücksicht auf eine durch das Centrum der Schliesszelle und rechtwinklig zur Blattfläche gelegte Ebene nehmen sie eine entschieden asymmetrische Lage ein; sie entsprechen mehr oder weniger den Kanten der Fugenfläche, deren Widerstandsfähigkeit gegen Zug sie natürlich bedeutend verstärken. Unter den Formveränderungen, welche die Erhöhung des Turgors hervorruft, wird dementsprechend eine stärkere Verlängerung der dünnwandigen Rückenseite und eine dadurch bedingte Krümmung der Schliesszellen am augenfälligsten hervortreten. Diese Wirkung ist zugleich, wie ich in der Folge noch näher darlegen werde, eine der mechanisch wichtigsten, weil in vielen Fällen hauptsächlich, in manchen ausschliesslich darauf die Erweiterung der Spalte beruht.

Neben dieser gewöhnlichsten Form, welche grosslumige Schliesszellen und eine zarte Rückenwand voraussetzt, kommt aber auch eine zweite nicht gerade selten vor, welche gewissermassen das entgegengesetzte Extrem darstellt. Sie findet sich namentlich bei manchen derben Phyllodien und immergrünen Blättern, hin und wieder auch bei Glumaceen, und ist ausgezeichnet durch spaltenförmig verengte Lumina der Schliesszellen und durch halbcylindrische, zuweilen mit mächtigen Cuticularleisten ausgestattete Verdickungsstreifen, deren Schwer-

punkte annähernd in die vorhin erwähnte Medianebene fallen (Fig. 3, 16*a*, 18). So z. B. bei den ältern Phyllodien von *Acacia leprosa*, *farinosa* und *acinacea*, den Blättern von *Melaleuca uncinata*, *Hakea suaveolens*, *Carex hirta*.

Dieser nahezu symmetrischen Formverhältnisse wegen ist hier eine Krümmung der Zellen als Folge stärkerer Längenausdehnung der Rückenseite bei gesteigertem Turgor entweder vollständig ausgeschlossen oder doch sehr erschwert. Die Beweglichkeit solcher Spaltöffnungszellen scheint denn auch thatsächlich eine erheblich geringere zu sein als im Jugendzustande, da das Lumen noch deutlich keilförmig war (vgl. Fig. 3 mit Fig. 2). Mechanisch betrachtet, kann indess eine Krümmung immer noch zu Stande kommen; sie kann bedingt sein durch das Verlängerungsbestreben der Schliesszellen, beziehungsweise durch den Gegendruck der ober- und unterseits angrenzenden Epidermiswände auf die meist sehr erweiterten Enden jener Zellen, wobei die letzteren in ihrem mittleren Theil nach Art einer überlasteten Säule seitlich ausbiegen würden. Eine solche Ausbiegung wird aber selbstverständlich nur dann in einer bestimmten Ebene stattfinden, wenn die Säule schon im spannungslosen Zustande eine gleichsinnige Krümmung zeigt, oder genauer ausgedrückt: wenn die Schwerpunkte der successiven Querschnitte in einer Curve liegen, welche in die genannte Ebene fällt. Diese Bedingung erfüllen die Schliesszellen theils durch die Dickenzunahme nach der Mitte hin, theils durch die Einschaltung jener Zwischenräume, welche als Vor- und Hinterhof beschrieben werden.

Zwischen diesen beiden extremen Formen finden sich nun die mannigfachsten Übergänge, auf deren Beschreibung ich indessen verzichte, da sie für das Verständniss des Spaltöffnungsapparates nichts wesentlich Neues bieten würde. Man braucht nur in Gedanken das grosse rundliche Lumen der ersten Reihe (Fig. 6) in die Birnen- oder Keilform (Fig. 5) überzuführen, dann allmählich bis zur schmalen Spalte sich verengern zu lassen, um die hier in Betracht kommenden Zwischenformen zu construiren. Die Verdickungsleisten gewinnen hierbei ganz von selbst an Masse und nähern sich gleichzeitig der Mittellinie, wobei der dünnwandige Membranstreifen der Bauchseite schon früh, die zarte Rückenwand dagegen erst zuletzt auf das Minimum der

Breite reducirt wird. Als Beispiele solcher Übergangsformen, die sich aber schon mehr dem kleinlumigen Extrem nähern, erwähne ich die Spaltöffnungen von *Eriophorum alpinum* (Fig. 8), *Scirpus natalensis*, *Heleocharis palustris*, *Camellia japonica*, *Prunus Laurocerasus* (Fig. 1 u. 16), *Laurus nobilis*, *Myrtus communis*, *Olea europaea*, *Westringia longifolia*, *Templetonia glauca* (Fig. 17), *Viminaria denudata*.

Bei manchen der genannten Pflanzen ist übrigens der peripherische Theil des Spaltöffnungsapparates, d. h. der ganze Vorhof nebst den Cuticularleisten in Folge der starken Verdickung der Epidermis-Aussenwand und der bloss charnierartigen Beweglichkeit des Gelenkes ein nahezu absolut starres Gebilde, welches beim Öffnen und Schliessen der Centralspalte, wie schon oben angedeutet wurde, gänzlich unbetheiligt ist. Hier sind es also nur die dem Blattinnern zugekehrten Verdickungsleisten, welche einer Krümmung fähig sind; der Vorhof behält im geschlossenen wie im geöffneten Zustande seine constante Form und Grösse; in der Flächenansicht erscheint er gewöhnlich als ein Oval von immer gleicher Breite und Länge, so z. B. bei *Myrtus communis*, *Prunus Laurocerasus* (Fig. 16*c*), *Camellia japonica*, *Ilex Aquifolium*, *Calothamnus torulosus* (Fig. 18) etc.

Wie übrigens auch die Abstufungen zwischen den beiden Extremen sich gestalten mögen, soviel ist von vorne herein klar, dass bei den Schliesszellen mit beiderseits zugeschärftem spaltenförmigem Lumen (Fig. 3) jede andere Wirkung des Turgors, als die vom Druck auf das Kopf- und Fussende herrührende, ausgeschlossen ist. Die Analogie führt daher unwillkürlich zu der Vermuthung, dass eben diese Druckwirkung auch in andern nicht extremen Fällen, wo eine stärkere oder schwächere Krümmung schon durch die asymmetrische Lage der Verdickungsleisten bedingt ist, mitspielen könnte. Und wenn dies der Fall, dürfte sich der Antheil, den die beiden mechanisch wohl zu unterscheidenden Factoren an dem schliesslichen Effect haben, auch an günstigen Objecten nur selten genau bestimmen lassen. Wir werden uns also mit dem Nachweis begnügen müssen, dass entschieden grosslumige Schliesszellen solchen Druckwirkungen auf die beiden Enden in der Regel nicht ausgesetzt sind.

Den Längsverlauf der Verdickungsleisten betreffend, so ergiebt sowohl die Combination der Querschnitte, als die directe Beobachtung radialer Längsschnitte, dass dieselben sich gegen die beiden Enden hin verlieren. Die Enden selbst sind also dünnwandig, überdies in vielen Fällen beträchtlich erweitert, zumal in der Richtung senkrecht zur Blattfläche. Bei Gramineen und Cyperaceen beträgt z. B. die Höhe der Schliesszellen an den beiden Enden nicht selten das Zwei- bis Dreifache der Medianhöhe. Die Zellen erhalten dadurch auf Längsansichten, wie man sie auf Schnitten senkrecht zur Oberfläche findet, ein mehr oder weniger hantelförmiges Aussehen (Fig. 16*b* u. 24), zuweilen verbunden mit einer schwachen Krümmung nach aussen oder innen. Die absolute Stärke der Verdickungsleisten scheint in den meisten Fällen im ganzen mittleren Theil ziemlich constant zu sein (Fig. 16*b*), zuweilen jedoch in der Mitte selbst ein Maximum zu erreichen und nach beiden Seiten hin etwas abzunehmen. Über die Art und Weise, wie die Enden der Verdickungsstreifen im erweiterten Theil der Schliesszellen auslaufen, habe ich genauere Untersuchungen deshalb nicht angestellt, weil mir die Bedeutung der beobachteten Verschiedenheiten bis dahin dunkel geblieben ist. Ich beschränke mich daher auf die Bemerkung, dass die paarweise nebeneinander liegenden Verdickungsstreifen zusammengehöriger Schliesszellen auch da, wo diese letztern anatomisch verbunden sind, gewöhnlich nicht mit einander verschmelzen, sondern durch eine Rinne getrennt sind (Fig. 7), — eine Einrichtung, die ganz unverkennbar auf die Möglichkeit einer schwachen charnierartigen Bewegung hindeutet, auf welche ich weiter unten zurückkommen werde. Selbst die letzten Ausläufer der Verdickungsleisten (Fig. 20) erscheinen als isolirte Anschwellungen zu beiden Seiten der Mittelwand.

Die erweiterten Enden der Schliesszellen scheinen bei allen fester gebauten Blättern unbeweglich zwischen die angrenzenden Epidermiszellen eingekeilt zu sein. In einzelnen Fällen ergiebt sich diese Unbeweglichkeit ohne Weiteres aus den anatomischen Verhältnissen, welche eine merkliche Längenänderung gar nicht gestatten; in andern ist sie wenigstens wahrscheinlich oder doch jedenfalls annähernd vorhanden. Während also das Schliesszellenpaar in der Querrichtung mehr oder weniger augenfällige

Dimensionsänderungen einzugehen vermag, erscheint dasselbe an den beiden Enden meist unbeweglich festgehalten, einem Brückenbogen gleich, der sich beiderseits gegen feste Widerlager stemmt.

II.

Im Vorhergehenden glaube ich die wichtigsten anatomischen Thatsachen, soweit sie mit bekannten Formveränderungen der Schliesszellen im Zusammenhang stehen, angedeutet zu haben. Daran würde sich nun naturgemäss die experimentelle Prüfung der Bewegungen reihen, welche thatsächlich beim Öffnen und Schliessen der Spalten stattfinden. Nach dieser Seite sind indess meine Untersuchungen keineswegs abgeschlossen. Namentlich hatte ich bei den Pflanzen mit kleinlumigen Schliesszellen mit Hindernissen zu kämpfen, die ich bis dahin nicht zu beseitigen vermochte. Mag auch die ungünstige Jahreszeit (die Beobachtungen fallen vorzugsweise auf Herbst und Winter) dieses Verhalten theilweise erklären, zumal bei Pflanzen mit ausgeprägt periodischer Vegetation, so belehrte mich doch andererseits die an sonnigen Apriltagen angestellte Vergleichung junger, noch nicht ausgewachsener Blätter und Phyllodien mit ältern, dass jene unter denselben Bedingungen gesperrt offene, diese geschlossene Stomata zeigen. Die Verkleinerung des Lumens bedingt also mindestens eine relative, in extremen Fällen vielleicht eine absolute Unbeweglichkeit des Spaltöffnungsapparates.

Die folgenden Bemerkungen beziehen sich dem entsprechend nur auf das Verhalten dünnwandiger, grosslumiger Schliesszellen und auf die Untersuchungsmethode selbst. Bezüglich der letztern sind als nächstliegende Zielpunkte der Beobachtung zu erwähnen: 1. Form und Dimension des Spaltöffnungsapparates im offenen Zustande, 2. dieselben im geschlossenen Zustande. Aus der Vergleichung beider ergiebt sich die beim Öffnen und Schliessen stattfindende Bewegung. Zur Ermittelung der bezeichneten Daten dienen vorzugsweise Querschnitte und Flächenansichten, die letztern je nach Umständen von der Innen- oder Aussenseite genommen. Die Querschnitte gestatten genaue Beobachtungen und Messungen im geschlossenen oder, ganz allgemein ausgedrückt, im spannungslosen Zustande; denn an günstigen

Präparaten dieser Art sind die Schliesszellen stets angeschnitten und daher ohne Turgor. Will man dagegen den Spaltöffnungsapparat unversehrt beobachten, so sind die Querschnittsansichten wegen der unvermeidlichen Dicke des Schnittes nicht deutlich genug, um die erforderlichen Messungen auszuführen. Es ist also nothwendig, auf Flächenansichten diejenigen Daten zu gewinnen, welche über die Form- und Grössenverhältnisse im geöffneten oder allgemein im gespannten Zustande Aufschluss geben.

Eine solche Combination der Querschnitts- und Flächenansichten setzt aber eine genaue Kenntniss des anatomischen Baues voraus, weil jede Linie der Flächenansicht mit einer bestimmten Stelle des Querschnitts identificirt werden muss. Welche Theile des Apparates hierbei vorzugsweise in Betracht kommen, mag am besten an einem von den Autoren wiederholt besprochenen Beispiele gezeigt werden.

In Fig. 6 *a* ist der Querschnitt einer Spaltöffnung von *Amaryllis formosissima* dargestellt und in Fig. 6 *b* die zugehörige Längsansicht. Die punktirten Linien verbinden die sich entsprechenden Stellen der beiden Ansichten. Diese Deutung verträgt sich wohl mit der Beschreibung Mohl's, weicht dagegen in einem wesentlichen Punkte von derjenigen N. J. C. Müller's ab. Müller identificirt nämlich die zwei scharfen Ecken der Verdickungsleisten in der Querschnittsansicht (d. h. die Hörnchenspitzen, welche in seinen Figuren mit *e* bezeichnet sind) mit denjenigen Linien der Flächenansicht, welche dem Umriss der Centralspalte am nächsten liegen. Diese Linien entsprechen jedoch thatsächlich der Grenzfläche des Vorhofes (oder Hinterhofes) an der Stelle, wo derselbe auf Querschnitten am breitesten ist, und da der Vorhof von einer deutlichen Cuticula ausgekleidet wird, so erscheint im gleichen Niveau auch die innere, mit der Celluloselamelle verbundene Grenzfläche derselben als eine augenfällige, gewöhnlich etwas gekerbte Umrisslinie. Natürlich verhält sich dieser Umriss beim Öffnen und Schliessen der Centralspalte anders als die Hörnchen des Querschnittes. Während diese bei geschlossener Centralspalte sich berühren oder sogar übereinander greifen, bleibt der Vorhof selbst als luftführender Zwischenraum bestehen; er wird zwar schmäler, verschwindet aber nicht.

Ausser diesen Umrisslinien treten bei *Amaryllis* auch die Wandansätze der benachbarten Epidermiszellen (*m*, *m* in Fig. 6) auf Flächenansichten deutlich hervor, und zwar sowohl auf der Innen- wie auf der Aussenseite, überdies selbstverständlich auch die äussern oder Rückencontouren der Schliesszellen. Diese Linien sind sämmtlich so scharf gezeichnet, dass sich die Veränderungen ihrer Abstände beim Öffnen und Schliessen der Spalte durch Messung leicht bestimmen lassen; auch liefern zuweilen die dabei eintretenden relativen Niveauveränderungen erwünschte Anhaltspunkte. Man hat also nur nöthig, an möglichst weit geöffneten Stomata die bezeichneten Messungen vorzunehmen, dann Glycerin zuzusetzen, um den Turgor zu beseitigen, und nach einiger Zeit noch einmal zu messen. Diese letztern Daten müssen mit den an zarten Querschnitten gewonnenen übereinstimmen.

Einige der auf diesem Wege erhaltenen Zahlenwerthe sind nachstehend tabellarisch zusammengestellt. Als „Wandansätze" sind die vorhin erwähnten Ansatzlinien der rechts und links liegenden Epidermiszellen bezeichnet[1]).

Die Resultate, die sich aus diesen und ähnlichen Beobachtungen ergeben, lassen sich folgendermaassen formuliren:

1. Die Centralspalte erreicht im geöffneten Zustande eine Maximalweite von 10—20 Mik. und darüber. Die Rückenlinie der Schliesszellen ist alsdann stark gewölbt, auch auf Flächenansichten fast halbkreisförmg, die Membran offenbar gespannt. Der Querdurchmesser des Lumens nimmt mit der steigenden Krümmung der Zellen bis zu einer gewissen mittleren Öffnung der Centralspalte merklich zu, dann aber wieder ab; er ist zuletzt nicht grösser, als im geschlossenen Zustande. Dabei fällt jene Zunahme des Querdurchmessers vorzugsweise oder ausschliesslich auf denjenigen Theil der Flächenansicht, welcher zwischen den Linien *m m* (Fig. 6*b*) und dem äussern Umriss liegt. Es ist mit andern Worten die nicht verdickte Rückenwand, welche sich

[1]) Diese Ansatzlinien sind allerdings nicht die Verwachsungslinien selbst, sondern nur die Umrisse der sich bogenförmig einbiegenden Epidermiszellenwand. Und da diese Bogen beim Öffnen des Apparates sich etwas weiter vorschieben als im geschlossenen Zustande, so fällt ihr Abstand bei weit geöffneter Spalte stets etwas zu klein aus.

A. Messungen bei mässig geöffneter Centralspalte.

(Werthe in Mik.)

	Spaltöffnung I		Spaltöffnung II		Spaltöffnung III	
	offen	geschlossen	offen	geschlossen	offen	geschlossen
Breite einer Schliesszelle	37	33	38	33	38	33
Vorhofweite	16	7	17	11	13	6
Centralspalte	8	0	3	0	5	0
Gegenseitiger Abstand der Wandansätze	40	34	37	32	45	40
Abstand der Wandansätze von der Rückenwand . . .	19	16	21	18	16	11

B. Messungen bei weit geöffneter Centralspalte.

(Werthe in Mik.)

	Spaltöffnung I		Spaltöffnung II		Spaltöffnung III	
	offen	geschlossen	offen	geschlossen	offen	geschlossen
Breite einer Schliesszelle	33	33	38	35	38	39
Vorhofweite	36	10	20	10	26	15
Centralspalte	26	0	13	0	20	0
Gegenseitiger Abstand der Wandansätze	53	33	50	36	56	43
Abstand der Wandansätze von der Rückenwand . . .	20	17	20	17	20	17
Länge der Vorhofspalte	49	61	64	66	73	75

stärker dehnt und wölbt, während die Verdickungsleisten und der dazwischen liegende Membranstreifen der Bauchseite ihre Projectionsbreite nur wenig vergrössern und auch dies zum Theil nur wegen der stärkern Wölbung der Wand.

2. Die Länge des Spaltöffnungsapparates, von einem Ende der Mittellinie bis zum andern gemessen, erfährt beim Übergang in die Öffnungsstellung keine nennenswerthe Veränderung; nur wölben sich die Lumina zu beiden Seiten der trennenden Wand etwas vor, so dass der Umriss am Berührungspunkt mit der Wand selbst einen einspringenden Winkel bildet. Auf Grund dieses Verhaltens ist daher die Möglichkeit nicht absolut ausgeschlossen, dass die Schliesszellen, weil sie gegen die benachbarten Epidermiszellen drücken, in Folge des Gegendruckes sich krümmen, beziehungsweise stärker krümmen, als dies sonst der Fall sein würde. Wäre dagegen die Erweiterung der Spalte mit einer Verkürzung des Apparates verknüpft, so könnten Druckwirkungen dieser Art nicht angenommen werden.

3. Die Erweiterung der Vorhofspalte, beispielsweise auf 15—20 Mik., ist mit einer merklichen Verkürzung ihres Längsdurchmessers verbunden, welche im Durchschnitt auf mehrere Procent zu veranschlagen ist. Eine nach den Messungen ausgeführte Construction dieser Veränderungen zeigt jedoch, dass die Bogenlängen der Verdickungsleisten, welche die Vorhofspalte umrahmen, mit steigender Krümmung etwas zunehmen. Übrigens wird durch die Erweiterung des Spaltöffnungsapparates der Parallelismus zwischen jenen Leisten und den Ansatzlinien der benachbarten Epidermiszellen, sowie den äussern Umrisslinien der Schliesszellen nicht gestört. Auch ist die Verschiebungsgrösse der correspondirenden Punkte auf der Aussen- und Innenseite des Apparates ungefähr gleich.

4. In geschlossenem Zustande zeigen die Schliesszellen häufig deutliche Einfaltungen auf der Rückenseite; zuweilen nimmt der ganze Apparat geigenförmige Gestalt an. Dabei betone ich, dass solche Formveränderungen im Leben selbst, z. B. unter dem Einfluss der Dunkelheit stattfinden, dass sie aber auch in ganz übereinstimmender Weise durch wasserentziehende Reagentien (Glycerin u. dgl.) hervorgerufen werden.

5. Der Verschluss der Spaltöffnungen ist ein dreifacher, indem erstlich die Centralspalte verschwindet und ausserdem

die scharfen Kanten der 4 Verdickungsleisten, die Hörnchen der Querschnittsansicht, sich paarweise tangiren oder über einander greifen. Aber selbstverständlich können Vor- und Hinterhof, obschon sie vollständig von einander geschieden und nach aussen abgesperrt werden, niemals ganz verschwinden; sie erscheinen auf Flächenansichten stets als luftführende Spalten, welche auch im geschlossenen Zustande noch einen Querdurchmesser von 9—12 Mik. und darüber besitzen[1]).

6. Der Winkel, den die Innenflächen der beiden Verdickungsleisten einer Schliesszelle — die Flächen als Ebenen und bis zur Kreuzung verlängert gedacht — mit einander bilden, wird beim Öffnen des Apparates mehr oder weniger verändert, d. h. es findet auf der Bauchseite der Schliesszellmembran eine schwache charnierartige Bewegung um die Mittellinie oder, was dasselbe ist, eine kleine Veränderung der Wandkrümmung in der Querschnittsebene statt, welche durch die Zartheit der Membran zwischen den Verdickungsleisten ermöglicht wird. Die verdickten Wandpartieen mit dem zartwandigen Membranstreifen, der sie verbindet, verhalten sich gleichsam wie die beiden Cartons einer Mappe, welche in analoger Weise durch einen biegsamen Streifen von Leder oder Leinwand verbunden sind und in Folge dessen eine ähnliche, freilich viel ausgiebigere Bewegung gestatten. Über diese Charnierbewegung der Bauchwand ergaben indess meine Messungen keine ganz übereinstimmenden Ergebnisse; als Regel gilt, dass bei allmählicher Erweiterung der Centralspalte die Krümmung der Bauchwand, im Querschnitt betrachtet, zuerst etwas stärker, dann wieder schwächer und zuletzt — bei einer Öffnung von ca. 15—20 Mik. — so schwach wird, dass die Centralspalte fast die Breite des Vorhofes erreicht. Durch vergleichende Beobachtungen ist ferner leicht zu constatiren, dass die fraglichen Wölbungs- oder Winkeländerungen bei *Amaryllis* einen viel geringeren Grad erreichen als z. B. bei *Canna*, *Tradescantia*, *Funkia*, *Orchis* und vielen andern Monocotylen.

[1]) An welken und krankhaft veränderten Blättern habe ich allerdings hin und wieder Spaltöffnungen ohne Vorhof beobachtet. Allein die Querschnitte belehrten mich, dass hier die Hörnchen der Verdickungsleisten unregelmässig übereinander griffen und dass die Schliesszellen wie zusammengepresst aussahen. Normale Stomata zeigen solche Verhältnisse niemals.

Es darf daher nicht überraschen, wenn ihr Vorhandensein für niedrige Öffnungsgrade oft gar nicht nachweisbar ist.

7. In der Richtung senkrecht zur Blattfläche nimmt der Durchmesser der Schliesszellen beim Übergang in die Offenstellung jedenfalls nicht ab; auch bei wenig geöffneter Spalte ergaben die Messungen an Längsschnitten, welche rechtwinklig zur Blattfläche geführt waren, entweder eine schwache Zunahme oder keine merkliche Veränderung. Zu demselben Resultat führte auch die mikrometrische Bestimmung der Tubusverschiebung, welche nothwendig ist, um bei Flächenansichten abwechselnd auf die Linien der Aussenwände (Vorhofspalte, äussere Wandansätze der Epidermiszellen) und der Innenwände (Hinterhofspalte, innere Wandansätze) einzustellen. Erst von dem Augenblicke an, wo bei steigender Turgescenz die Breite der Schliesszellen wieder abnimmt, scheint eine merkliche Zunahme der fraglichen Niveaudifferenz Regel zu sein, und wenn die Centralspalte eine Maximalweite von ca. 20 Mik. und darüber erreicht hat, mag diese Zunahme gegen 10 % betragen. Auf dieses Stadium allein beziehen sich die Mohl'schen Angaben betreffend die Formveränderung unserer Spaltöffnungen.

Die Schliesszellen verhalten sich demnach wie eine kurze Kautschukröhre, welche durch comprimirte Luft von innen gespannt und zugleich durch irgend eine Kraft gekrümmt wird. Der Luftdruck bedingt hierbei natürlich eine allseitige Erweiterung, die Krümmung dagegen eine Verengung der Röhre in der Richtung von der convexen nach der concaven Seite, womit dann ebenfalls, wie bei den Schliesszellen, eine entsprechende Ausdehnung in der auf jener rechtwinkligen Richtung verknüpft ist. Der ursprünglich kreisförmige Querschnitt der Röhre wird daher in Folge der Krümmung elliptisch. Diese Vergleichung ist indessen nur ganz im Allgemeinen zutreffend; bezüglich der speciellen Querschnittsveränderungen darf nicht übersehen werden, dass die Rückenwand der Spaltöffnungszellen sich beim Schliessen abplattet, die Bauchwand dagegen um eben so viel stärker vorwölbt. Daher die Gleichheit der Schliesszellenbreite im geschlossenen und im weit geöffneten Zustande.

Schon aus diesen Formveränderungen, namentlich aus der grössern Breite der Schliesszellen im mässig geöffneten Zu-

stande und der stärkern Wölbung ihrer Rückenlinie bei constanter Gesammtlänge des Apparats, geht unzweifelhaft hervor, dass das Volumen des Inhaltes bei offener Spalte grösser ist als bei geschlossener. Es findet also beim Öffnen eine Volumenzunahme statt, und da eine solche nur durch Wasseraufnahme bedingt sein kann, so muss entweder die endosmotische Kraft im Inhalt der Schliesszellen oder der Filtrationswiderstand des Primordialschlauches grösser geworden sein. Ebenso ist klar, dass damit eine Steigerung des hydrostatischen Druckes und in Folge dessen eine entsprechende Zugspannung in der Membran verknüpft sein muss.

Die Spaltöffnungen der frisch abgezogenen Epidermis zeigen überdies an den Stellen, wo die benachbarten Epidermiszellen angeschnitten sind, constant eine weiter geöffnete Spalte und eine stärkere Wölbung der Rückenlinie, als an den übrigen, durch den Schnitt nicht verletzten Stellen. Wenigstens gilt dies für alle geringeren und mittleren Öffnungsgrade. Dieser Unterschied kann nur daher rühren, dass der Gegendruck der unversehrten Epidermiszellen die freie Ausdehnung der Schliesszellen verhindert, so dass letztere nach Beseitigung dieses Gegendruckes eine noch etwas stärkere Krümmung annehmen und überhaupt noch eine kleine Volumenzunahme erfahren. Dieses Verhalten der Schliesszellen beseitigt ausserdem, wenigstens zum Theil, die oben erwähnten Zweifel; es beweist nämlich, dass der Druck der Epidermis auf die Enden der Schliesszellen beim Öffnen des Apparates auf keinen Fall maassgebend ist; denn gerade die Stomata, welche einen solchen Druck auf das Kopf- und Fussende ausschliessen, öffnen sich am weitesten. Hier verhalten sich also die Schliesszellen nicht etwa wie überlastete Säulen, welche seitlich ausbiegen, sondern im Gegentheil wie freie Säulen, welche ohne alle Belastung durch innere Kräfte gekrümmt werden.

Bezüglich der absoluten Dehnungen, welche der hydrostatische Druck des Zellsaftes verursacht, beschränke ich mich auf folgende approximative Berechnung. Angenommen, die an die Spalte grenzende Hälfte der Schliesszelle, die wegen der Widerstandsfähigkeit der Verdickungsleisten jedenfalls nur kleine Volumänderungen erfährt, bleibe constant; dann kommt also nur die Ausdehnung der nicht verdickten Rückenwand in Betracht,

welche die andere Hälfte abgrenzt. Als feste Grenzlinien dienen die Wandansätze der benachbarten Epidermiszellen. Nach den oben mitgetheilten Messungen nimmt diese von der Spalte abgewendete Hälte jeder Schliesszelle beim Öffnen des Apparates bis zu einem gewissen mittleren Stadium im Verhältnisse von 100:120 an Breite zu. Dies ergiebt für die Querschnittsansicht eine Verlängerung der nahezu halbkreisförmigen Rückenwand von ca. 100 auf 112 und eine Flächenzunahme dieses Halbkreises von 100 auf 125. Die Länge der Rückenwand zeigt dagegen auf Flächenansichten eine Zunahme von 100 auf 118, woraus sich für unsere Schliesszellhälfte eine mittlere Verlängerung von ca. 9% und folglich eine Volumenzunahme von 100 auf $\frac{125 \cdot 109}{100 \cdot 100} = 136$, also ungefähr $\frac{1}{3}$ ergiebt, was freilich für die ganze Schliesszelle nur etwa $\frac{1}{6}$ ausmacht.

Die Vergleichung der Ausdehnungscoëfficienten für die Quer- und Längsrichtung der Rückenwand (12% und 18%) bei gleichem hydrostatischen Druck führt ausserdem zu dem Schluss, dass die Cohäsion der Membran in der Längsrichtung erheblich grösser sein muss als in der Querrichtung. Da nämlich der Krümmungsradius der Querschnittsansicht im gespannten Zustande nur ca. 20 Mik., derjenige der Längsansicht dagegen ca. 45—50 Mik. beträgt, so müsste bei gleicher Cohäsion die Ausdehnung in der Längsrichtung ca. $2\frac{1}{2}$ mal so stark sein als in der Querrichtung, während sie thatsächlich nur das anderthalbfache erreicht[1]).

Was nun noch die Grösse des hydrostatischen Druckes selbst betrifft, so steht derselbe natürlich mit den Spannkräften der Membran im Gleichgewicht. Allein es fehlt zur Berechnung der letztern die genaue Kenntniss des Elasticitätsmoduls, und es wäre durchaus ungerechtfertigt, die auf spezifisch mechanische Zellen bezüglichen Daten ohne Weiteres auf die Schliesszellen zu übertragen, da schon die enorme Dehnbarkeit dieser letztern auf einen wesentlich abweichenden molecularen Bau hinweist. Wollte man annehmen, dass zu der oben bezeichneten Dehnung in der Querrichtung doch mindestens eine Zugkraft von 1 Kilo pro Quadratmillimeter Querschnittsfläche erforderlich

[1]) Vgl. Nägeli und Schwendener, Mikroskop, 2. Aufl., S. 413.

sei[1]), so würde sich hieraus bei einer Membrandicke von 1 Mik., welche bei jungen Zellen ungefähr der Wirklichkeit entspricht, ein hydrostatischer Druck von 5 Atmosphären[2]), und bei 2 Mik. Membrandicke ein solcher von 10 Atmosphären ergeben. Auf Grund dieser Ziffern lässt sich die Rechnung auch für beliebige andere Voraussetzungen leicht durchführen.

Die Mechanik unserer Spaltöffnungen gestaltet sich nach dem Gesagten sehr einfach. Die Centralspalte ist im spannungslosen Zustande stets geschlossen; ebenso bei mässigem hydrostatischen Druck, so lange die Epidermiszellen demselben das Gleichgewicht halten. Ändern sich jetzt die endosmotischen Bedingungen zu Gunsten der Schliesszellen, so steigt hier der Turgor, die Wandungen werden durch den Überdruck gespannt, und jedes Flächenelement dehnt sich begreiflicher Weise um so stärker aus, je geringer der in demselben vorhandene Widerstand. Da nun die auf der Bauchseite der Schliesszellen gelegenen Verdickungsleisten vermöge ihrer grössern Querschnittsfläche einer Dehnung den grössten Widerstand entgegensetzen, so erfährt die ganze Bauchseite nur eine geringe, die schwache Rückenseite eine viel stärkere Verlängerung. Es tritt folglich Krümmung ein. Die einzelne Schliesszelle verhält sich wie ein kurzes Stück einer Kautschukröhre, deren Wandung auf einer Seite beträchtlich dicker ist, als auf der andern; sobald man von innen Wasser oder Luft unter hohem Druck auf eine solche

[1]) Die Annahme einer Tragkraft von 1 Kilo pro Quadratmillimeter stützt sich auf eine Reihe von Beobachtungen an dünnwandig-parenchymatischen Gewebestreifen aus dem Mark oder aus der Rinde junger Dicotylenstengel, bei denen die Zellen Längsreihen und die longitudinalen Wände nahezu gerade Linien bilden. Solche Streifen zeigten stets eine sehr beträchtliche Dehnbarkeit, welche im turgorlosen Zustande zwischen ca. 12—20 % variirte. Die Tragkraft betrug beispielsweise bei *Levisticum officinale* (Mark) und *Myrrhis odorata* (Mark) 800 Gramm pro Quadratmillimeter Wandquerschnitt, bei *Mercurialis perennis* 1000 Gr., bei *Daucus Carota* (ältere Wurzelrinde, in der Querrichtung genommen; Zellen mit schwachen Verdickungen in den Ecken) 3000 Gr., bei *Helleborus spec.* (älteres Mark des Blattstieles) 2700—3000 Gr.

[2]) Ist nämlich n die fragliche Zahl der Atmosphären und der Druck einer Atmosphäre auf den Quadratmillimeter = 10 Gr., der tangentiale Zug dagegen nach unserer Annahme = 1 Kilo = 1000 Gr. pro Quadratmillimeter, so hat man für eine cylindrische Zelle bei 0,001 mm Wanddicke und 0,020 mm Radius

$$n = \frac{1000 \cdot 0{,}001}{0{,}020 \cdot 10} = 5 \text{ Atmosphären.}$$

Röhre wirken lässt, kommt aus demselben Grunde eine deutliche Krümmung zu Stande.

Diese Krümmung der Schliesszellen ist für das Spiel des Spaltöffnungsapparates entscheidend. Die Breitenzunahme der Zellen, sowie die spätere Breitenabnahme und alle sonstigen Formveränderungen sind dagegen untergeordnet oder gänzlich irrelevant; die meisten derselben sind wohl nur als die unvermeidlichen, aber von der Natur nicht angestrebten Folgen des überall gleich wirkenden Turgors und der dadurch bedingten Krümmung zu betrachten. Man begreift z. B., dass eine allzustarke Krümmung die Form des Querschnittes mehr oder weniger modificiren muss, so dass eine geringe Höhenzunahme der Schliesszellen bei abnehmender Breite nichts Auffallendes hat; denn eine Kautschukröhre verhält sich unter ähnlichen Bedingungen ebenso. Auch ist leicht einzusehen, dass eine Kraft, welche auf alle Punkte der Membran mit derselben Intensität drückt, die Verdickungsleisten mehr oder weniger verschieben muss, gleichviel ob diese Verschiebung direkt wahrnehmbar sei oder nicht. Und in der That zeigen diese Leisten, wie schon oben angedeutet, ausser der Krümmung, die der ganzen Zelle zukommt, noch eine schwache Drehung um ihre Axe, etwa nach Art eines Portemonnaie-Schlosses (wenn man nämlich die beiden rechts und links liegenden Leisten des ganzen Apparates als Paar betrachtet). Ich vermuthete eine Zeit lang, dass diese Drehung beim Öffnen und Schliessen von hervorragender Bedeutung sein könnte, habe ich mich indessen überzeugt, dass dies bei *Amaryllis* nicht der Fall ist: die Krümmung ist zweifellos die Hauptsache[1]).

[1]) Dessenungeachtet mag hier noch speciell hervorgehoben werden, dass die erwähnte Drehung der Verdickungsleisten keineswegs Null ist. Dies lässt sich aus folgendem Verhalten mit Nothwendigkeit folgern. Ein Querschnitt durch diejenige Stelle der Stomata, wo die Schliesszellen bereits anatomisch verbunden, die Verdickungsleisten aber noch durch die Vorhofspalte getrennt sind, gewährt das Bild Fig. 7. Aus Flächenansichten geht nun unzweifelhaft hervor, dass die von den Leisten eingeschlossene Vorhofspalte beim Öffnen des Apparats auch an dieser in Fig. 7 abgebildeten Stelle breiter wird, und da eine Centralspalte hier nicht mehr vorhanden ist, so muss nothwendig eine kleine Drehung der Verdickungsleisten erfolgen. Drehung an den beiden Enden lässt aber auch auf Drehung in der Mitte schliessen.

Wie bei *Amaryllis formosissima*, die ich im Vorhergehenden ausschliesslich im Auge hatte, so verhalten sich nun auch die Stomata vieler andern Pflanzen, und zwar nicht bloss aus der Abtheilung der Monocotylen mit grosslumigen Schliesszellen, sondern auch der entsprechenden Dicotylen, selbst die Gefässkryptogamen nicht ganz ausgeschlossen. Ich erwähne als nahestehende Beispiele monocotyler Gewächse namentlich *Funkia ovata, Hyacinthus orientalis, Allium altaicum* und *Cepa, Canna indica, Musa rosacea, Haemanthus puniceus, Griffinia Blumenaviana, Tradescantia discolor*.

Die hier zu betonende Übereinstimmung bezieht sich indessen nicht auf alle Einzelheiten, sondern nur auf die wesentlichen Punkte. Als solche sind zu bezeichnen: 1. Form und Lage der Verdickungsleisten; ebenso alle die anatomischen Eigenthümlichkeiten, welche Eingangs als charakteristisch für die grosslumigen Schliesszellen bezeichnet wurden. 2. Vergrösserung des Lumens der Schliesszellen durch Wasseraufnahme und Steigerung der Membranspannung beim Öffnen der Centralspalte, wobei jedoch die Art der Formveränderung nicht inbegriffen ist. 3. Grösste Erweiterung der Spalte, wenn die benachbarten Epidermiszellen verletzt wurden. 4. Geschlossensein der Spalte im spannungslosen Zustande.

Als unwesentlich und variabel oder auch als unbestimmbar betrachte ich dagegen die Formveränderungen der Querschnittsansicht, speciell diejenigen, welche mit der oben erwähnten Torsion der Verdickungsleisten verknüpft sind, also die stärkere oder schwächere Hervorwölbung der Bauchwand bei zunehmender Spannung, ebenso die Dimensionsänderungen in der Richtung senkrecht zur Blattfläche, die gleiche oder ungleiche Bewegungsgrösse der Aussen- und Innenseite (des Vor- und Hinterhofes), den vollständigen oder unvollständigen Verschluss des Vorhofes nach aussen und dgl. Diese Punkte betreffend bemerke ich bloss, dass bei den meisten der vorhin genannten Monocotylen der Spielraum der Bewegung beim Öffnen und Schliessen auf der Innenseite etwas grösser ist als auf der Aussenseite, während dagegen die Wölbung der Bauchwand im geschlossenen Zustande häufig etwas verstärkt erscheint. Auch mag bemerkt werden, dass die Vorhofmündung (Eisodialspalte) sich gewöhnlich nie ganz schliesst, sondern bloss verengert oder erweitert.

Unter den wesentlichen Merkmalen darf das oben unter 4. genannte, nämlich das Geschlossensein der Spalte im spannungslosen Zustande, nicht fehlen; denn es giebt Spaltöffnungen, welche bei sonst übereinstimmendem Bau sich niemals schliessen, weder beim Liegenlassen in Glycerin, Jodlösung, Säuren etc., noch unter dem Einfluss der Dunkelheit. Die Schliesszellen bleiben vielmehr auch im spannungslosen Zustande gekrümmt, die Spalten geöffnet. Doch sind es (abgesehen von den sogenannten Wasserporen) nach meinen bisherigen Beobachtungen bloss Wasserpflanzen: *Alisma Plantago*, *Calla palustris, Salvinia natans*, welche in diese ausgezeichnete Categorie gehören.

Unter den Monocotylen, welche sich mit Rücksicht auf Bau und Mechanik der Spaltöffnungen in den wesentlichen Punkten an *Amaryllis* anschliessen, aber bezüglich der Formveränderungen beim Öffnen und Schliessen ein anderes Extrem darstellen, habe ich namentlich *Tradescantia discolor* (Fig. 11) genauer untersucht. Übrigens geht aus den Beobachtungen Mohl's und N. J. C. Müller's und ebenso aus meinen eigenen gelegentlichen Messungen hervor, dass zahlreiche Liliaceen und Orchideen offenbar ganz ähnliche Abweichungen zeigen. Bei all' diesen Gewächsen bleibt nämlich die Breite der einzelnen Schliesszelle durch alle Stadien hindurch so zu sagen constant oder wird sogar mit der Verengerung der Centralspalte etwas grösser, während dagegen die Ausdehnung senkrecht zur Blattfläche mit dem Turgor steigt und fällt. In Folge dieses Verhaltens bleibt auch die Gesammtbreite des von der Fläche gesehenen Spaltöffnungsapparates und die Form der Rückenwand bis zu einem gewissen Öffnungsgrade unverändert, und nur wenn dieser Grad überschritten wird, findet eine stärkere Krümmung der Rückenwand und somit der ganzen Schliesszelle statt. Die Verengerung der Centralspalte geschieht also bei starker Öffnung zum Theil, bei geringer Öffnung ausschliesslich durch das stärkere Hervorwölben der Bauchwand, und diese Formveränderung steht ihrerseits im Zusammenhange mit der bei abnehmendem Turgor erfolgenden Contraction der Schliesszellen in der zur Blattfläche senkrechten Richtung.

Über die Grösse der vorkommenden Krümmungs- und Dimensionsänderungen geben die folgenden Messungen an *Tradescantia discolor* einige Anhaltspunkte. Die beobachteten Stomata hatten

sich in Wasser oder Luft weit geöffnet. In diesem Zustande wurden die ersten Messungen ausgeführt. Nach Zusatz von verdünntem Glycerin erfolgte sodann ein langsames Schliessen, wobei die in der zweiten Hauptcolumne enthaltenen Maassbestimmungen vorgenommen wurden. Die Verkürzung der Rückenwand, die sich hierbei herausstellte, erreichte bei einer Öffnung der Centralspalte von 15—18 Mik. ca. 18%, bei geringerer Amplitude entsprechend weniger.

	Offen in Wasser	Nach Zusatz von Glycerin		
Gesammtbreite der Spaltöffnung . .	43 Mik.	40 Mik.	36 Mik.	36 Mik.
Breite einer Schliesszelle	16 „	16 „	16 „	17 „
Vorhofweite	16 „	13 „	11 „	10 „
Breite der Centralspalte	11 „	7 „	1,5 „	0 „

Die Vergleichung der Vorhofweite mit der jedesmaligen Breite der Centralspalte zeigt deutlich, dass die mittleren und letzten Stadien der Schliessbewegung hauptsächlich durch das stärkere Vorschieben der Bauchwand zu Stande kommen. In wieweit hierbei die grössere Dimensionsänderung des Hinterhofes mitspielt, geht aus nachstehenden Messungen an einer andern Spaltöffnung hervor, deren Innenseite nach oben gekehrt war. Die Maasse sind ebenfalls in Mik. angegeben.

	Schliesszellbreite	Hinterhofweite	Centralspalte	Vorhofweite
Offen	20	$14\frac{1}{2}$	10	18
Geschlossen . .	20	8	0	13

Der Vorhof verschmälerte sich demnach um 5 Mik., der Hinterhof um $6\frac{1}{2}$ Mik., die Centralspalte um 10 Mik. Es findet also thatsächlich eine stärkere Wölbung der Bauchwand statt, wenn die Schliesszellen in den spannungslosen Zustand übergehen; ihre Breite bleibt hierbei unverändert.

Behufs weiterer Vergleichung füge ich nachstehend noch einige Messungen an stärker geöffneten Spaltöffnungen bei, welche im Wesentlichen zu demselben Ergebniss führen.

	Spaltöffnung I		Spaltöffnung II	
	offen	geschlossen	offen	geschlossen
Gesammtbreite . , ...	58 Mik.	42 Mik.	53 Mik.	40 Mik.
Schliesszellbreite	19 „	19 „	18 „	20 „
Vorhofweite	22 „	10 „	24 „	9 „
Centralspalte	19 „	3 „	17 „	0 „

Die Centralspalte verengt sich also wieder erheblich stärker als der Vorhof.

Zur Bestimmung der Contractionsgrösse in der Richtung senkrecht zur Blattfläche wählte ich Flächenansichten offener Spaltöffnungen, die Innenseite wie vorhin nach oben gekehrt. Man sieht an solchen bei höchster Einstellung in aller Schärfe die innern Wandansätze der benachbarten Epidermiszellen und bei tiefer Einstellung noch ziemlich deutlich die Umrisse des Vorhofes an der Stelle, wo er am breitesten ist. Man hat also nur nöthig, die Tubusverschiebung von einem Niveau zum andern sowohl im offenen als im geschlossenen Zustande mikrometrisch zu messen und die gefundene Differenz mit dem Brechungscoëfficienten der Beobachtungsflüssigkeit (annähernd $\frac{4}{3}$) zu multipliciren[1]), um den wirklichen Abstand der bezeichneten Niveaulinien zu erhalten. Nach dieser Methode ausgeführte Messungen ergaben beispielsweise eine Contraction von 19 auf 14 Mik., in einem andern Falle von 23 auf 17 Mk., also etwa 26% der ursprünglichen Ausdehnung im gespannten Zustande. Da nun diese Contraction der Schliesszellen im Wesentlichen als eine blosse Veränderung der Querschnittsform, gewissermaassen als Abplattung einer Röhre aufzufassen ist, so hätte sie nothwendig eine entsprechende Verbreiterung derselben zur Folge, wenn nicht gleichzeitig die Membranen selbst in ihrer Flächenausdehnung sich contrahirten und vielleicht auch die relative Projectionsbreite des Querschnittes eine kleine Änderung erführe. Nur durch das Zusammenwirken solcher entgegengesetzter Factoren wird die Thatsache erklärlich, dass die Breite der Schliesszellen constant oder doch nahezu constant bleibt.

[1]) Vgl. Nägeli und Schwendener, Mikroskop, 2. Aufl., S. 246.

Zwischen den beiden Extremen, den Spaltöffnungen von *Amaryllis* mit schwachen Krümmungsänderungen der Bauchwände und denjenigen von *Tradescantia,* wo diese Ab- und Zunahme der Neigung und Wölbung sehr augenfällig hervortritt, giebt es natürlich die mannigfaltigsten Übergangsstufen. Man begreift, dass die Krümmung und Dehnbarkeit der Rückenwand schon für sich allein einen sehr erheblichen Einfluss auf die Veränderung der Querschnittsform ausüben muss. Die Lage der Bauchwand wird sich also bei wechselndem Turgor in sehr verschiedenem Grade verändern. Absolut constant scheint dieselbe nie zu sein; die Übereinstimmung im anatomischen Bau weist deutlich genug darauf hin, dass eine Bewegung der Verdickungsleisten, zumal der innern, immer vorgesehen ist, wenn sie auch zuweilen nur einen geringen, kaum messbaren Grad erreicht.

Als ein Beispiel aus der Reihe der Dicotylen, durch welches die Formveränderungen der Querschnittsansicht in ein noch klareres Licht gestellt werden, mögen hier noch Messungen an den Spaltöffnungen von *Helleborus* (einer im hiesigen Universitätsgarten cultivirten hybriden Form, deren Spaltöffnungen in Fig. 15*a* und *b* dargestellt sind) mitgetheilt werden. Die Werthe sind in Mik. angegeben.

	Spaltöffnung I		Spaltöffnung II	
	offen	geschlossen	offen	geschlossen
Vorhofweite	13	13	19	19
Centralspalte	3	0	3	0
Hinterhofweite	13	8	10	5
Breite einer Schliesszelle	18	19	21	21

Die Niveaudifferenz zwischen den scharf gezeichneten Umrisslinien des Vor- und Hinterhofes betrug im geöffneten Zustande 18 Mik., im geschlossenen nur noch 13 Mik. Aus der Vergleichung der Querschnittsansichten offener und geschlossener Spaltöffnungen ergab sich überdies eine sehr augenfällige Veränderung bezüglich der Krümmung und Neigung der Rückenwände. Alle diese Veränderungen sind in Fig. 21 graphisch dargestellt; die ausgezogenen Linien entsprechen dem offenen, die punktirten dem geschlossenen Zustand. Als unbewegliche

Horizontale wurde die Queraxe des Vorhofes zwischen den Ecken *a* und a_1 angenommen.

Das Charakteristische der Schliessbewegung liegt hiernach bei *Helleborus* darin, dass die Vorhofweite, wenigstens bei mässigem Druck, constant bleibt, der Hinterhof dagegen nahezu um die doppelte Breite der Centralspalte schmäler wird, während zugleich die Rückenwände der Schliesszellen sich stärker wölben und um ihre äussern Ansatzlinien drehen, wie Flügelthüren um ihre Angeln. Das mechanische Verständniss dieser Bewegungsvorgänge wird nun aber wesentlich erleichtert, wenn wir es versuchen, dieselben durch die Formveränderung des Lumens auszudrücken. Im spannungslosen Zustande stellt nämlich das letztere im Hauptumriss ein ungleichseitiges Dreieck dar; durch Steigerung des hydrostatischen Druckes wird dasselbe grösser und nähert sich einer mehr gleichschenkligen Form, wodurch ein Zurückweichen der Bauchwände und somit das Öffnen der Centralspalte bedingt wird.

Aus dem Vorhergehenden ergiebt sich von selbst, dass die Formveränderungen der Schliesszellen in jedem concreten Falle nach Analogie des so eben besprochenen von der Form der Verdickungsleisten und des Lumens, sowie von der Breite und Dehnbarkeit der dünnwandigen Membranstellen abhängig sind. Spaltöffnungen, welche sich beim Schliessen in der Richtung senkrecht zur Oberfläche merklich contrahiren, kommen offenbar sehr häufig vor. Dabei bleibt das Lumen bald symmetrisch und Vor- und Hinterhof erfahren ungefähr dieselben Dimensionsänderungen, oder es wird beim Schliessen unsymmetrisch, womit dann eine stärkere Tangentialbewegung der innern Verdickungsleisten nothwendig verbunden ist. Letzteres ist z. B. der Fall bei *Cyclamen*, wo die Schliesszellen in der zur Oberfläche senkrechten Richtung sich von 14 auf 10 Mik. contrahirten, ebenso bei *Pelargonium zonale*, *Begonia Dregei*, *Vinca rosea* (Fig. 14, *a* u. *b*).

Ist die dünnwandige Membranstelle der Bauchwand nur an jugendlichen Spaltöffnungen von erheblicher Breite, während sie später so zu sagen zur ausdehnungslosen Linie wird, so ist natürlich auch die eben erwähnte Beweglichkeit der innern Verdickungsleisten nur im Jugendzustande vorhanden. Eine kleine Differenz zwischen der Innen- und Aussenseite der Spaltöffnungen

kann aber trotzdem bestehen bleiben, weil die Aussenseite der Bewegung nicht selten grössere Widerstände entgegensetzt.

III.

Nach diesen Darlegungen erübrigt mir noch, die weitere Frage zu erörtern, inwieweit die beschriebenen Spaltöffnungen mit ihren eigenthümlichen Formverhältnissen den Anforderungen einer rationellen Construction entsprechen und welche Bedeutung den einzelnen Theilen zukommt. Diese Frage in ihrem ganzen Umfange befriedigend zu lösen, bin ich ausser Stande; doch mag es immerhin für das Verständniss förderlich sein, wenn ich hier einige Andeutungen gebe, die wenigstens nach einer Seite hin als Lösung gelten mögen.

Was zunächst die Zweizahl der Verdickungsleisten betrifft, so gehört dieselbe nothwendig zum Wölbungsmechanismus der Bauchwand. Die beiden Leisten einer Schliesszelle können nach Früherem mit den festen Cartons einer halbgeöffneten Mappe verglichen werden und der zarte Membranstreifen der Bauchwand mit dem weichen Rückenleder dieser Mappe; der letztere bedingt die Beweglichkeit. Handelt es sich um eine blosse Charnierbewegung, so genügt dieser Anforderung schon ein sehr schmaler Streifen. Beruht dagegen der Öffnungsmechanismus zum Theil auf einer Erweiterung des Hinterhofes bei unveränderlichem Vorhof und auf einer entsprechenden Neigungsänderung der Rückenwände, so muss natürlich auch die Bauchwand dieser Bewegung folgen können, was immerhin eine gewisse Breite des biegsamen Theils voraussetzt, die in diesem Falle auch vorhanden ist. Aber selbst wenn wir von diesen besondern Zwecken gänzlich absehen, so gewährt die Zweizahl auch für die blosse Krümmung der Schliesszellen unzweifelhaft einige Vortheile. Erstens spielt der Mechanismus in Folge der Fixirung zweier Längslinien etwas regelmässiger, weil die Krümmungsebene der Schliesszellen dadurch genauer vorgezeichnet ist, als wenn z. B. nur eine Leiste mitten auf der Bauchwand verliefe. Zweitens lässt sich der Verschluss mittelst zarter Membranen, welche mehr oder weniger gegen einander gepresst werden, vollständiger herstellen, als durch relativ starre Gebilde. Drittens wäre eine angemessene Wandverstärkung auf der Aussenseite der

Schliesszellen, soweit dieselbe die Fortsetzung der Epidermis-Aussenwand bildet, doch nicht zu umgehen; dies würde aber der Symmetrie wegen, d. h. wenn die Krümmungsebene nicht verschoben werden soll, auch eine entsprechende Verdickung der Innenseite voraussetzen, womit also wiederum zwei symmetrische Verstärkungen gegeben wären.

Ebenso ist die Thatsache, dass die Verdickungsleisten im ganzen mittleren Theil ungefähr gleich stark sind und erst gegen die Enden zu schwächer werden, als zweckmässige Anpassung zu betrachten. Denn diese Leisten werden durch den Seitendruck in ähnlicher Weise gekrümmt, wie eine aus zwei zusammengelötheten Metallstreifen bestehende Feder (Metallthermometer) und sollen daher nicht etwa nach Art eines Armbrustbogens „Träger von gleichem Widerstande" sein. Dass ihre schwächeren Enden, wie Fig. 7 u. 20 zeigt, vollständig getrennt auslaufen, statt zu einer einzigen Masse zu verschmelzen, hängt offenbar mit den oben erwähnten Drehbewegungen beim Öffnen und Schliessen zusammen; ohne diese Einrichtung würden solche Drehungen eine bedeutend grössere Kraft erfordern.

Bezüglich der Spaltöffnungen, deren innere Verdickungsleisten bei zunehmendem Turgor weiter auseinander rücken, deren Hinterhof also enger wird, ohne dass der Vorhof eine Änderung erfährt (wie dies für *Helleborus* constatirt wurde), so beruht diese Wirkung wesentlich auf der Querschnittsform des Lumens, welches im spannungslosen Zustande ein ungleichseitiges Dreieck darstellt und in Folge der Spannung diese Ungleichheiten zu beseitigen strebt; aber es ist klar, dass der Übergang in ein mehr gleichschenkliges Dreieck, beziehungsweise in die symmetrische Glockenform (Fig. 15*b*) nur möglich wird durch den weitern Umstand, dass auch die zarte Bauchwand eine erhebliche Breite besitzt und sich demgemäss gleichsinnig mit der Rückenwand bewegen kann. Ein blosses Charniergelenk würde hier offenbar, wie schon oben angedeutet, dem Zwecke nicht entsprechen.

So ist denn gerade bei solchen Spaltöffnungen Alles darauf berechnet, durch Steigerung des hydrostatischen Druckes in den Schliesszellen zwei wesentlich verschiedene Wirkungen zu erzielen. Erstens bedingt die einseitig genäherte Lage der Ver-

dickungsleisten Krümmung der Schliesszellen; zweitens hat der Übergang von der unsymmetrischen Querschnittsform des Lumens in die symmetrische die Erweiterung des Hinterhofes und somit, auch ohne die Krümmung, das Öffnen der Centralspalte zur Folge. Die Veränderung der Querschnittsform und die damit verbundene Biegung der zwei innern Verdickungsleisten erfordert einen geringeren, die Krümmung der Schliesszellen selbst einen um so grösseren Kraftaufwand, je stärker die Wandverdickungen und je weniger die anstossenden Epidermis-Aussenwände zum Nachgeben eingerichtet sind. Es giebt Fälle genug, wo der Vorhof von einem nur wenig beweglichen oder fast absolut starren Wall umschlossen wird; dann hat die Natur dafür Sorge getragen, dass die Querschnittsveränderung allein einen hinlänglichen Ausschlag giebt.

Um diese Wirkung des hydrostatischen Druckes auf die Querschnittsform der Schliesszellen experimentell zu veranschaulichen und zugleich zu zeigen, dass die Beweglichkeit der Bauchwand wie der Rückenwand eine Nothwendigkeit ist, mag man sich einer kurzen, aus luft- und wasserdichtem Stoff hergestellten Röhre bedienen, deren Wandung mit zwei Holzschienen *a b* und *c d* (Fig. 22) in der angedeuteten Weise fest verbunden ist. Eine passend angebrachte, nicht zu starke Feder diene zur Herstellung der asymmetrischen Querschnittsform, welche in unserer Figur ungefähr dem Lumen einer Schliesszelle entspricht. Die Enden der Röhre seien in der Art verschlossen, dass einer Formveränderung des Querschnitts dadurch kein Widerstand erwächst, das eine Ende überdies mit einer Öffnung zum Hineinpressen von Luft oder Wasser versehen. Man wird alsdann leicht beobachten können, wie der von innen wirkende Druck die Kraft der Feder überwindet und bei hinreichender Intensität die vollständige Symmetrie der Querschnittsform herstellt, wobei die Schiene *c d* in die Stellung c_1 d_1 übergeht[1]).

Endlich mag auch darin eine zweckmässige Einrichtung erkannt werden, dass die Wandverdickungen der Schliesszellen

[1]) Ich besitze einen solchen Apparat, der mir von Warmbrunn und Quilitz in Berlin nach Vorschrift geliefert wurde. Für diejenigen, welche mechanische Fragen dieser Art auf mathematischem Wege zu lösen gewohnt sind, ist natürlich das Experiment überflüssig.

mit zunehmendem Alter, zumal bei mehrjähriger Dauer der Blätter, zuweilen so stark werden, dass dadurch das Öffnen des Apparates sehr erschwert, zuletzt unmöglich wird. Ja ich habe an *Prunus Laurocerasus* und *Camellia japonica* wiederholt beobachtet, dass an ältern Blättern sogar die Athemhöhlen durch eine der Thyllenbildung ähnliche Sprossung, die von den benachbarten Parenchymzellen ausgeht, vollständig verstopft werden (Fig. 16*a*). In solchen Fällen kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die Function der Spaltöffnungen eine zeitlich begrenzte ist.

Soweit es sich also um den blossen Krümmungs- und Öffnungsmechanismus handelt, lassen sich die der Construction zu Grunde liegenden Principien mit ziemlicher Sicherheit übersehen. Allein völlig unerklärt bleibt hierbei die eigenthümliche Querschnittsform der Verdickungsleisten, ich meine speciell die vorspringenden, rinnenförmig gebogenen Kanten derselben, die Hörnchen des Querschnitts. Dass der nächstliegende Zweck dieser räthselhaften Formen in der Herstellung von Hohlräumen, des Vor- und Hinterhofes, liegt, welche auch im geschlossenen Zustande Luft führen, ist wohl nicht zu bezweifeln; aber wozu diese Luft? Ich unterlasse es, hierüber Vermuthungen auszusprechen, weil ich sie doch nicht hinlänglich zu begründen vermöchte, erlaube mir aber, auf eine beachtenswerthe anatomische Thatsache hinzuweisen. Nach Untersuchungen, welche Herr Dr. A. Tschirch in meinem Institut ausgeführt hat, giebt es alle denkbaren Übergänge zwischen dem kleinen, verschliessbaren Vorhofe von *Amaryllis* und dem sehr viel grössern, nicht verschliessbaren von *Calothamnus torulosus* (Fig. 18) und andern ähnlichen Formen (s. Linnaea, neue Folge, IX, S. 139). Diese grössern Vorhöfe stimmen oft auffallend mit den ebenfalls unveränderlichen Vertiefungen überein, wie sie bei manchen andern Pflanzen, z. B. den Coniferen, oberhalb der eingesenkten Schliesszellen von der Epidermis gebildet werden. Die Centralspalte der Stomata mündet also hier wie dort in einen grubenartigen, mit ruhiger Luft erfüllten Vorraum, welcher bald von den Verdickungsleisten, bald von den benachbarten Epidermiszellen wallartig umschlossen wird; im ersten Fall bezeichnet man diesen luftführenden Raum als Vorhof, im zweiten als vordere Athemhöhle. Die physiologische Bedeutung ist aber offenbar in beiden

Fällen dieselbe, wie denn auch die Umrissformen in einander übergehen.

IV.

Fragen wir endlich nach den äussern Agentien, welche auf den Turgor der Schliesszellen Einfluss üben, so können an der lebenden, normal vegetirenden Pflanze eigentlich bloss Licht und Wärme in Betracht kommen; das Wasser gehört nicht dazu. Denn einerseits sind alle Erscheinungen, welche an der frisch abgezogenen Epidermis unter Wasser eintreten, offenbar nur künstlich hervorgerufen und kommen im Leben nicht vor; andererseits gehört eine allzurasche Wasserabgabe durch Verdunstung und das dadurch bedingte Welken der Blätter nicht zu den Bedingungen normaler Vegetation; auch ist die dadurch hervorgerufene Wirkung von derjenigen eines beliebigen wasserentziehenden Mittels nicht verschieden. Und was die elektrischen Schläge anbelangt, so wissen wir ja, dass sie auf das Plasma lebender Zellen störend und bei hinreichender Intensität tödtlich wirken. Es kann uns also nicht auffallen, dass auch die Spaltöffnungszellen, wie Müller gezeigt hat, unter dem Einfluss kräftiger Inductionsschläge ihren Turgor verlieren und in Folge dessen sich schliessen, wenn sie vorher geöffnet waren.

Um den Einfluss des Lichtes kennen zu lernen, liess ich eine kräftige Pflanze von *Amaryllis formosissima* etwa 1—2 Stunden am Fenster stehen, wo sie direct von der Sonne beschienen wurde, und brachte dann ein kleines Stück der Blattepidermis so rasch als möglich unter's Mikroskop. Die Stomata waren unter diesen Umständen stets geöffnet, am weitesten immer diejenigen, welche an angeschnittene Epidermiszellen grenzten und sich folglich ungehemmt ausdehnen konnten; denn alle übrigen standen unter dem Gegendruck der Epidermiszellen, der natürlich an der lebenden Pflanze immer vorhanden ist.

Für die Beobachtung selbst sind einige Vorsichtsmaassregeln empfehlenswerth, welche den Zweck haben, nachträgliche Veränderungen zu verhüten. Legt man nämlich die zu untersuchenden Flächenschnitte in Wasser, so dringt dasselbe durch die zarten Innenwände der Epidermis, sofern es dieselben direct berührt, rasch ein und bedingt hier eine Steigerung der Turges-

cenz, in Folge welcher die bis dahin noch unverändert gebliebenen Schliesszellen zusammengedrückt und die Stomata geschlossen werden. Es ist das die bereits erwähnte, schon von Mohl beobachtete Erscheinung, die aber für das Leben der Pflanze ohne alle Bedeutung ist. Um nun diese rasche Endosmose zu verhüten, bringt man die Schnitte besser in Oel oder beobachtet dieselben trocken unter Deckglas. Sobald übrigens die grünen Zellen mit angeschnitten sind, bleibt das Präparat auch im Wasser eine Zeit lang unverändert.

Andererseits ist leicht zu constatiren, dass die Spaltöffnungen von Pflanzen, welche einige Zeit (beispielsweise 2—3 Stunden) im Dunkeln gestanden hatten, ausnahmslos geschlossen sind. Dieselbe Wirkung bringt auch eine plötzliche Abnahme der Beleuchtungsintensität hervor. So zeigte z. B. eine Pflanze, die längere Zeit am Fenster im directen Sonnenlicht vegetirt und hier ihre Stomata geöffnet hatte, dann aber in demselben Zimmer dem gewöhnlichen Tageslicht ausgesetzt wurde, schon nach einer halben Stunde geschlossene Spaltöffnungen. Übrigens lag es nicht in meiner Absicht, den Einfluss verschiedenartiger Lichtabstufungen näher zu untersuchen; es genügte mir, nur ganz im Allgemeinen zu wissen, dass das Licht die Stomata öffnet, die absolute oder auch nur relative Dunkelheit dagegen dieselben schliesst.

Ähnlich soll nach N. J. C. Müller auch die Wärme wirken; doch kann ich seine Angaben nach den wenigen, aber wie ich glaube, entscheidenden Beobachtungen, die ich hierüber anstellte, nicht bestätigen. Bringt man eine Pflanze, deren Spaltöffnungen sich in einem dunkeln, wasserdunstgesättigten Raum bei 15—17° C. geschlossen hatten, in einen ähnlichen Raum von ca. 27—30° C., so bleiben die Spaltöffnungen trotz der plötzlichen Temperaturerhöhung selbst nach stundenlanger Einwirkung geschlossen; ebenso bei einer Steigerung der Temperatur von 10° auf 20° C. Dasselbe Resultat lieferten auch untergetauchte Blätter, welche aus kaltem in wärmeres Wasser gebracht wurden. Ich folgere hieraus, dass die Wärme für sich allein innerhalb der gewöhnlichen Temperaturschwankungen ein Öffnen der Spalte nicht bewirkt. Dagegen bezweifle ich keineswegs, dass eine plötzliche Abkühlung auf Null den Turgor der Schliesszellen vermindert und somit die Centralspalte verengt, während umgekehrt das

Eintauchen der so behandelten Blätter in warmes Wasser den Turgor wieder erhöht.

Es bleibt mir jetzt zum Schluss noch übrig, die Angaben früherer Autoren, soweit sie mit meiner Darstellung im Widerspruch stehen, kurz zu berühren. Was Mohl[1]) über den Mechanismus der Spaltöffnungszellen mitgetheilt hat, findet sich im Vorhergehenden im Wesentlichen bestätigt. Namentlich ist die Wirkung des Wassers und des Lichtes in durchaus übereinstimmender Weise dargestellt. In einem Punkte jedoch, und zwar gerade in demjenigen, welcher die empirische Basis der oben mitgetheilten Berechnungen bildet, bedürfen die Ergebnisse der Mohl'schen Beobachtungen einer kleinen Correctur. Mohl giebt nämlich an, dass auch bei *Amaryllis* die Schliesszellen beim Öffnen des Apparates ihren Querdurchmesser verkleinern und folgert mit Recht daraus, dass sie sich dafür in der zur Blattfläche senkrechten Richtung erweitern; gemessen wurde diese Erweiterung nicht. Dagegen haben meine Beobachtungen stets ergeben, dass die Schliesszellen beim Öffnen der Spalte zuerst breiter werden, als sie vorher waren, und sich erst später wieder verschmälern; ihr schliesslicher Querdurchmesser ist bei weit geöffneter Spalte ungefähr dem ursprünglichen gleich. Von diesen entgegengesetzten Dimensionsänderungen der Schliesszellen ist die Breitenzunahme, wie schon oben angedeutet, im Hinblick auf den nahezu kreisförmigen Querschnitt des Lumens eine natürliche Folge des steigenden hydrostatischen Druckes; die später eintretende Verschmälerung dagegen wird durch ähnliche Kräfte herbeigeführt, wie sie beim Biegen von Röhren zur Wirkung kommen, wenn der kreisförmige Querschnitt derselben in einen elliptischen übergeht.

Ferner hat N. J. C. Müller in seiner wiederholt citirten Abhandlung zum Theil wesentlich abweichende Ergebnisse erhalten, die mir zu einigen Bemerkungen Veranlassung geben. Nach Müller, der sich allerdings nicht immer sehr klar ausdrückt, ist die Öffnungsstellung die normale Stellung des Apparates und das Geschlossensein desselben die Reizstellung. „Die gekrümmten cuticularisirten Membranplatten sind mit zwei federnden Spiralen zu vergleichen, welche durch Verbrauch von

[1]) Bot. Zeitg. 1856.

Kraft zusammengedrückt sind." [1]) Man kann nun freilich über den Sinn dieser Stelle im Zweifel sein; allein es wird S. 93 und 94 ausdrücklich gesagt, dass der Spalt sich bei Wasser- und Wärmezufuhr immer schliessen würde, wenn nicht die freie Aussenfläche der Schliesszellmembran cuticularisirt wäre. Die einseitige Cuticula wäre also hiernach die Ursache oder doch jedenfalls eine der Ursachen der Öffnungsstellung (S. 94 oben). Das geht nun aber aus den Müller'schen Experimenten keineswegs hervor; wir wissen überhaupt nicht, wie die Cuticula sich bezüglich ihrer Elasticitätsverhältnisse zur Cellulose verhält, und die beobachteten Quellungserscheinungen bieten für unsere Frage keinerlei Anhaltspunkte. Thatsache aber bleibt, dass die in Rede stehenden Stomata nach Beseitigung des hydrostatischen Druckes durch Glycerin oder durch Tödtung der Zellen stets geschlossen sind, ebenso nach Verletzung der Schliesszellen durch den Schnitt. Darin stimmen meine Beobachtungen mit den Mohl'schen vollkommen überein; sie zeigen zugleich klar, dass nicht der Wassergehalt der Wandung, sondern nur derjenige des Lumens den Ausschlag giebt. Das Öffnen der Spalte kann also nur durch Spannung der Membranen — und zwar auch der nicht-cuticularisirten — bedingt sein, und dass eine solche im geöffneten Zustande wirklich vorhanden ist, lehren die beobachteten Formveränderungen. Übrigens bemerke ich, dass sich Müller an andern Stellen in ähnlichem Sinne ausspricht.

Wenn sodann der genannte Autor die Erscheinungen, welche das Schliessen des Apparates bedingen, als Reizerscheinungen bezeichnet, so ist dagegen zu erinnern, dass die beobachteten Thatsachen diese Benennung kaum rechtfertigen. Denn die Veränderungen, welche das endosmotische Gleichgewicht stören, gehen langsam vor sich und können deshalb, auch wenn der Primordialschlauch selbst daran Theil nimmt, den bekannten Reizerscheinungen bei *Mimosa* etc. nicht an die Seite gestellt werden; ich möchte sie daher lieber als gewöhnliche Wirkungen der Wärme, des Lichtes, der Verdunstung etc. bezeichnen, analog denen, welche auch in andern parenchymatischen Zellen vorkommen. Eine scharfe Grenze lässt sich freilich nicht ziehen.

Was endlich das Verhalten der Stomata bei längerem Liegen-

[1]) Müller, l. c., S. 116.

lassen von Blattabschnitten in Wasser betrifft, so beweisen die von Müller (l. c., S. 90) mitgetheilten Thatsachen nur, dass der unbegrenzte Wasservorrath die Turgescenz der Schliesszellen auf einen ungewöhnlichen Grad steigert, was Niemandem auffallen wird. Dagegen gehört der in seiner Fig. 10 dargestellte geschlossene Zustand nicht hierher, sondern zu den schon von Mohl beobachteten und richtig gedeuteten Erscheinungen, welche durch das raschere Eindringen des Wassers in die Epidermiszellen veranlasst werden. Dass bei dem hierbei stattfindenden plötzlichen Drucke auf die Rückenwand der Schliesszellen sich zuweilen eigenthümliche, sonst nicht vorkommende Formveränderungen vollziehen, bedarf nach dem oben Gesagten keiner Erläuterung.

Die Ansicht von Czech[1]), dass die Spaltöffnungen nicht dem Gasaustausch dienen, sondern den Zweck haben, dem Licht freien Eintritt in das Blattparenchym zu gewähren, bedarf keiner Widerlegung, ebenso wenig die Vorstellung, dass die Epidermiszellen die Schliesszellen von einander ziehen und so die Centralspalte öffnen. Die weitere Angabe dieses Autors, dass die Stomata der Perigonblätter von *Hyacinthus, Scilla* etc. stets geschlossen seien, mag für die älteren Stadien richtig sein; für die noch jungen, chlorophyllführenden Blüthen ist sie es jedenfalls nicht. Hier ist das Offensein der Spaltöffnungen leicht zu constatiren[2]). Es schien mir nicht ganz unwichtig, auch für diesen Fall den Nachweis zu führen, dass die Pflanze normale (nicht etwa rudimentäre) Organe nur entwickelt, um Gebrauch davon zu machen.

Erklärung der Abbildungen.

Die Vergrösserung ist der Figurennummer in Parenthesen beigesetzt.

Tafel III.

Fig. 1 (600). Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Prunus Laurocerasus*. Vgl. die Spaltöffnung eines älteren Blattes mit verstopfter Athemhöhle in Fig. 16, *a* und die zugehörige Längs- und Flächenansicht in Fig. 16, *b* u. *c*.

[1]) Bot. Zeitg. 1869, S. 801.

[2]) Weiss (Anat. d. Pflanzen, S. 398, Anmerkg.) fand, dass das Verhalten der Spaltöffnungen an nicht grünen Pflanzentheilen demjenigen an grünen Blättern völlig gleich sei.

Fig. 2 (1000). Querschnitt durch eine Spaltöffnung eines noch jungen Phyllodiums von *Acacia leprosa.*

Fig. 3 (600). Querschnitt durch eine Spaltöffnung eines älteren Phyllodiums von *Acacia leprosa.* Die Lumina der Schliesszellen sind spaltenförmig verengt.

Fig. 4 (600). Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Hakea suaveolens.*

Fig. 5 (600). Spaltöffnung von *Fusonia hakeaeformis.*

Fig. 6 (600). Spaltöffnung von *Amaryllis formosissima*; *a* Querschnitt durch die Mitte, *b* halbe Flächenansicht; die punktirten Linien weisen auf die correspondirenden Punkte des Querschnittes hin.

Fig. 7 (600). Spaltöffnung von *Amaryllis formosissima.* Querschnitt durch die Schliesszellen in der Nähe der Enden, wo dieselben anatomisch mit einander verbunden sind.

Fig. 8 (900). Spaltöffnung von *Eriophorum alpinum* im Querschnitt.

Fig. 9 (600). Spaltöffnung von *Canna indica* im Querschnitt.

Fig. 10 (600). Spaltöffnung von *Allium Cepa.*

Fig. 11 (600). Spaltöffnung von *Tradescantia discolor.*

Fig. 12 (600). Spaltöffnung von *Pinus Laricio; ii* die nicht cuticularisirten Partien der Rückenwände.

Fig. 13 (350). Spaltöffnung von *Makrozamia cylindrica*; *ii* die dünnwandigen Partieen der Rückenwände.

Fig. 14 (1000). Spaltöffnung von *Vinca rosea* im Querschnitt; *a* geschlossen, *b* offen.

Fig. 15 (600). Spaltöffnung von *Helleborus spec.; a* geschlossen, *b* offen.

Fig. 16 (600). Spaltöffnung eines ältern Blattes von *Prunus Laurocerasus; a* im Querschnitt, mit verstopfter Athemhöhle, *b* Längsschnitt, *c* Flächenansicht.

Fig. 17 (800). Spaltöffnung eines Blattes von *Templetonia glauca.*

Fig. 18 (600). Spaltöffnung eines ältern Blattes von *Calothamnus torulosus.*

Fig. 19 (600). Spaltöffnung von der Randpartie eines Blattes von *Griffinia Blumenaviana.*

Fig. 20 (500). Querschnitt durch die verwachsenen Enden der Schliesszellen. Die Verdickungsleisten bilden zwei kleine Anschwellungen zu beiden Seiten der Mittelwand. So bei vielen Mono- und Dicotylen.

Fig. 21 (2000). Spaltöffnung von *Helleborus spec.*, nach Messungen an Querschnitts- und Flächenansichten construirt. Die ausgezogenen Linien bezeichnen den offenen, die punktirten den geschlossenen Zustand; aa_1 die unbeweglich gedachte Horizontale.

Fig. 22. Apparat, um den Übergang der unsymmetrischen Querschnittsform in die symmetrische zu veranschaulichen (vgl. den Text).

Fig. 23 (420). Umrisse zweier Spaltöffnungshälften *a* und *b* im weit geöffneten und im geschlossenen Zustand, nach Prismazeichnungen der nämlichen Spaltöffnung in den beiden extremen Stadien; *mm* die Ansatzlinien der Epidermiszellen. Die den Vorhof begrenzenden Verdickungsleisten (es sind eigentlich nur ihre Cuticularbelege) sind schattirt. Längenverhältniss der Rückenwände in *a* und *b* = 100 : 120.

Fig. 24 (600). Längsansicht einer Spaltöffnungszelle von *Zea Mays.*

Zusatz

(October 1897).

Gegen die Auffassung des Spaltöffnungsapparates, wie ich sie in vorstehender Mittheilung zu begründen gesucht habe, sind in neurer Zeit verschiedene Einwände erhoben worden, welche sich theils auf die Selbstregulirung der Schliesszellen, theils auf die Umstände beziehen, welche das Öffnen und Schliessen der Centralspalte herbeiführen. Diese Einwände sind in meinem Institut wiederholt geprüft und in neuester Zeit von H. C. Schellenberg (Bot. Zeitg. 1896, S. 169) eingehend beleuchtet worden. Auf Grund dieser Untersuchungen halte ich die folgenden Sätze, welche die Kernpunkte meiner Darlegung zusammenfassen, nach wie vor für berechtigt.

1. Die Schliesszellen normaler Spaltöffnungen sind so gebaut, dass sie auch ohne Mitwirkung der Epidermiszellen sich bei sinkendem Turgor mehr und mehr gerade strecken, wodurch die Centralspalte verengert und zuletzt geschlossen wird, bei steigendem Turgor dagegen sich convex nach aussen krümmen und hierbei die Spalte erweitern. Maassgebend für dieses Verhalten ist bald die geringere Dehnung der Bauchseite in Folge des Widerstandes der Verdickungsleisten, bald die Veränderung der Querschnittsform bei zu- oder abnehmendem Turgor, bald auch das Zusammenwirken beider Momente.

Dass die Epidermiszellen einen Seitendruck auf die Schliesszellen ausüben, ist selbstverständlich. Dieser Seitendruck begünstigt natürlich die Verengerung der Spalte, ist aber bei der grossen Mehrzahl der Pflanzen nicht Bedingung des Spaltenschlusses.

2. Ausreichende Beleuchtung bewirkt Öffnen, Verdunkelung Schluss der Spalte. Dabei reagiren aber die verschiedenen Arten und selbst die Stomata derselben Pflanze je nach Alter und Beschaffenheit ungleich rasch.

Die Angabe Leitgeb's, dass zahlreiche Pflanzen auch bei Nacht offene Spaltöffnungen aufweisen, beruht nach meinen Erfahrungen auf Täuschung.

3. Eine Erhöhung der Temperatur um 10—15° C. bei Ausschluss von Licht bewirkt keine Öffnungsbewegung.

Obschon ich nicht geneigt bin, dieser These eine besondere Tragweite zuzuschreiben, habe ich dieselbe doch neuerdings (im Sommer 1897) einer abermaligen Prüfung unterzogen. Es wurden Pflanzen mit offenen Spaltöffnungen bei ca. 20° C. verdunkelt, bis Spaltenschluss eingetreten war, und dann in einen andern ebenfalls dunkeln Luftraum gebracht, der eine um 10 bis 15° höhere Temperatur besass. Derselbe Versuch wurde zur Abwechslung auch so ausgeführt, dass die Objecte zuerst in einen Dunkelraum kamen, der mittelst Eis auf etwa 9—10° C. abgekühlt war, und nachher in einen Raum mit gewöhnlicher Zimmertemperatur. In beiden Fällen wurde die Luft durch geeignete Mittel feucht erhalten. Das Ergebniss war immer dasselbe: die Spaltöffnungen blieben im wärmeren Luftraum geschlossen.

4. Durch reichliche Wasserzufuhr oder durch Einpressen von Wasser mittelst Quecksilberdruck kann eine Öffnungsbewegung der Schliesszellen nicht bewirkt werden.

Da das Wasser den Spaltöffnungen nur von den Epidermiszellen aus zuströmen kann, so lässt sich voraussehen, dass eine Störung des Gleichgewichtes zwischen Epidermis- und Schliesszellen in Folge der Wasseraufnahme nur eintreten wird, wenn etwa die letztere mit einer Reizwirkung auf den Plasmaschlauch verknüpft sein sollte. Die Versuche ergeben jedoch, dass diese Möglichkeit nicht in Betracht kommt.

Richtig ist dagegen, dass alle Umstände, welche für die Pflanzen die Gefahr des Welkens in sich schliessen, einen frühzeitigen Spaltenschluss herbeiführen. So z. B. trockene Luft bei den unter 3. erwähnten Versuchen, trockener Boden etc. Ob hierbei ausser der Transpiration noch besondere Reizwirkungen mitspielen, ist indess nicht untersucht.

III.

Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1889, S. 65—79.

Hierzu Taf. IV.

1. Eigenart des Baues und der Mechanik.

Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen zeigen in wesentlichen Punkten ein übereinstimmendes, aber von den übrigen Angiospermen abweichendes Verhalten. Die Übereinstimmung wäre noch grösser, wenn nicht innerhalb der Scirpeen in Bezug auf die Lumina der Schliesszellen eine gewisse Annäherung an die Juncaceen und die eigentlichen Liliifloren stattfände, wodurch die Zahl der gemeinsamen Züge etwas eingeschränkt wird. Dies ist auch der Grund, der mich veranlasste, Gramineen und Cyperaceen gesondert zu besprechen.

Gramineen. Durchmustert man eine Reihe von Querschnitten durch den Spaltöffnungsapparat beliebiger Gramineen, so begegnet man stets nur Schliesszellen mit kleinem, spaltenförmigem Lumen und mit aussergewöhnlich starken Verdickungsleisten, welche aber nicht, wie sonst, der Bauchseite genähert, sondern nahezu median gelegen sind (ähnlich wie in Fig. 3—5). Solche Querschnittsformen kommen nun zwar auch anderwärts und namentlich bei den Dicotylen keineswegs selten vor; allein in all' den Fällen, wo die betreffenden Spaltöffnungen näher untersucht worden sind, erwiesen sich dieselben als functionslos, d. h. sie hatten die Fähigkeit sich zu öffnen eingebüsst. Auch waren es ausnahmslos ältere Blätter, an denen dieses auffallende Verhalten constatirt werden konnte; die jüngeren zeigten die gewöhnliche Querschnittsansicht mit entsprechendem Öffnungsmechanismus.

Bei den Gramineen kann man sich nun aber leicht überzeugen, dass auch die Spaltöffnungen jugendlicher Blätter, die sich im Lichte weit öffnen und bei Verdunkelung wieder schliessen, dasselbe Querschnittsbild darbieten, wie es oben geschildert wurde, und da unter solchen Umständen eine Krümmung der Schliesszellen durch Zunahme der Turgescenz mechanisch unmöglich ist, so bleibt nur die Annahme übrig, dass hier die Vorgänge, welche das Öffnen und Schliessen bewirken, von den bis dahin beschriebenen wesentlich abweichen.

Zu derselben Schlussfolgerung führt übrigens ganz direct auch die Form der geöffneten Centralspalte in der Flächenansicht. Während diese Spalte sonst durch zwei nach aussen convexe Bogenlinien begrenzt erscheint, welche sich an den Enden unter spitzem Winkel vereinigen, zeigt sie bei den Gramineen die Form eines länglichen Sechsecks, dessen Seitenlinien unter sich parallel und geradlinig verlaufen oder sogar etwas nach innen gewölbt sind (Fig. 11). Beim Öffnen und Schliessen bewegen sich diese Linien parallel mit sich selbst, vergleichbar der verschiebbaren Schneide am Spalt eines Spectralapparates.

Der mittlere Theil der Schliesszellen verhält sich in der That während der Öffnungs- und Schliessbewegung vollständig passiv; man beobachtet hier weder Form- noch Dimensionsänderungen. Soviel leuchtet demnach ohne Weiteres ein, dass die Vorgänge, durch welche diese Mittelstücke genähert oder von einander entfernt werden, sich ausserhalb derselben abspielen müssen. Allein die Frage, wo die wirksamen Kräfte ihren Sitz haben, ob etwa in den Nebenzellen oder in den erweiterten Enden der Schliesszellen, bleibt eine offene.

Man kann sich mit Leitgeb[1]) vorstellen, dass die Spaltöffnungen stets offen sein würden, wenn die Schliesszellen sich selbst überlassen blieben; diese letzteren würden sich alsdann wie zwei federnde Stahllamellen verhalten, welche durch eine äussere Kraft zusammengepresst werden, und als Kraftquelle wäre in unserem Falle der steigende Turgor der Nebenzellen, sowie der benachbarten Epidermiszellen zu betrachten. Es giebt auch in der That einige Gramineen, für welche diese Auffassung in der Hauptsache berechtigt ist, so z. B. bei *Cynosurus echinatus*,

[1]) Leitgeb, Mittheilungen des botanischen Instituts zu Graz, I, S. 125 ff.

wo die Spaltöffnungen im plasmolysirten Zustande gewöhnlich offen sind und folglich nur durch den Druck der benachbarten Zellen geschlossen werden können. Von solchen Ausnahmen wird weiter unten noch ausführlicher die Rede sein.

In der Mehrzahl der Fälle jedoch besitzen die Schliesszellen der Gramineen das Vermögen, die Centralspalte bei sinkendem Turgor bis zum vollständigen Verschluss zu verengern und bei steigendem Turgor wieder zu öffnen, ohne dass eine Mitwirkung der Nebenzellen hierbei erforderlich wäre. Solche Spaltöffnungen sind im plasmolysirten oder angeschnittenen Zustande vollständig geschlossen, erscheinen jedoch unter den bekannten günstigen Bedingungen auch dann noch geöffnet, wenn die benachbarten Epidermiszellen an einem Ende und ebenso die beiden Nebenzellen durchschnitten sind. Es ist in solchen Fällen klar, dass die Kräfte, welche das Spiel des Spaltöffnungsapparates beherrschen, in den Schliesszellen selbst und zwar in den erweiterten Enden derselben ihren Sitz haben müssen. Richten wir also unser Augenmerk auf die Veränderungen, welche in diesem Theile des Apparates stattfinden.

Einige Messungen genügen, um festzustellen, dass diese zartwandigen Erweiterungen der Schliesszellen, welche sich überdies durch ihren grünen Inhalt auszeichnen, in Folge von Wasseraufnahme ihr Volumen merklich vergrössern, was sich namentlich durch eine deutliche Verbreiterung der Flächenansicht und eine stärkere Wölbung der Aussenwände kundgiebt. Die Breite betrug z. B. bei *Secale cereale*, *Cynosurus echinatus* u. a. im geschlossenen Zustande stets 3—5 Mik. weniger als im normal geöffneten. Überdies ergaben die ausgeführten Messungen, dass die Verschmälerung der Enden in jedem einzelnen Falle (von extremen Öffnungsweiten abgesehen) mit der Verengerung der Centralspalte übereinstimmt oder doch nur um eine kleine Grösse davon abweicht.

Mit Hülfe der vorstehenden Daten ist es nun bereits möglich, den Öffnungsmechanismus zu veranschaulichen. Es seien *A* und *B* (Fig. 1) die beiden Schliesszellen des Spaltöffnungsapparates in der Flächenansicht, *ab* die Gesammtbreite der erweiterten Enden, *po* die Scheidewand zwischen denselben und *s* die nur wenig geöffnete Centralspalte. Die Verdickungsleisten, welche im mittleren Theil des Apparates genau zu- und abgekehrt

liegen und je die ganze Breite einer Schliesszelle einnehmen, verjüngen sich nach den beiden Enden zu und laufen ungefähr bei *a* und *b* aus. Die Bogenstücke *ap* und *pb* sind also dünnwandig, ebenso die Wandpartien *mo* und *no*, welche den Abschluss gegen die Centralspalte bilden. Lassen wir jetzt in Gedanken eine Erhöhung des Turgors eintreten, so nimmt das Volumen der Enden und damit die Gesammtbreite *ab* etwas zu und mit den Punkten *a* und *b* rücken auch *m* und *n*, weil sie mit jenen durch starke Leisten verbunden sind, weiter auseinander, wobei selbstverständlich der Winkel *mon* vergrössert und die Centralspalte weiter geöffnet wird (vgl. Fig. 2).

Einen ähnlichen, wenn auch quantitativ geringeren Effect muss übrigens der steigende Turgor auch dann hervorbringen, wenn die Punkte *a* und *b* unbeweglich gedacht werden. Die in der Richtung der Pfeile wirkenden Kräfte suchen nämlich die Rückenwände unter allen Umständen nach aussen zu schieben und folglich den Winkel *mon* zu öffnen; weil dies aber ohne Biegung der Verdickungsleisten zwischen *ab* und *mn* nicht möglich ist, so könnte in diesem Falle der Ausschlag allerdings nur ein geringfügiger sein. Immerhin ist die Möglichkeit solcher Biegungen zuzugeben; es giebt sogar hin und wieder Fälle, wo ihr Vorhandensein mit aller Sicherheit constatirt werden kann. Selbst die Mittelstücke der Verdickungsleisten, die doch erheblich stärker sind als die spitz auslaufenden Enden, krümmen sich zuweilen bei offener Centralspalte unter dem Druck der Nebenzellen convex nach innen (Fig. 12).

So weit meine Beobachtungen reichen, sind indess die Punkte *a* und *b* in Fig. 1 und 2 immer verschiebbar; sie bewegen sich bei steigendem Turgor nach aussen, bei abnehmendem nach innen, und die etwa vorkommende Biegung der Verdickungsleisten ändert jedenfalls nur wenig an dem Effect, der bei vollständiger Starrheit derselben eintreten würde. Denn wie bereits bemerkt, stimmt die Erweiterung der Centralspalte im Allgemeinen mit der Längenzunahme der Linie *ab* überein oder weicht doch nur um eine sehr kleine Grösse davon ab.

Die vorzugsweise oder ausschliesslich maassbestimmenden Veränderungen, auf denen das Öffnen und Schliessen des Apparates beruht, beschränken sich hiernach auf die Wandstücke *ap* und *pb* und auf die gegenüber liegenden, noch zarteren Wände

mo und *no*. Diese letzteren nähern sich bei abnehmendem Turgor wie die Schenkel eines Zirkels und legen sich endlich dicht an einander an, rücken dagegen, sobald der Turgor zunimmt, mehr und mehr auseinander, wobei der Öffnungswinkel *mon* sich zuweilen bis auf 90^0 und darüber erweitert. Auch beobachtet man in solchen extremen Fällen meist eine deutliche Ausbauchung dieser Wände nach der Centralspalte hin, offenbar in Folge des starken Überdruckes von innen, und ausserdem eine beträchtliche Dehnung durch den in tangentialer Richtung wirksamen Zug (vgl. Fig. 1 u. 2).

Mit dem oben geschilderten Verhalten der Flächenansicht stimmt auch dasjenige des optischen Querschnittsbildes, wie sich allerdings von vornherein erwarten lässt, überein. Man sieht, dass die Aussenwände der Enderweiterungen bei offener Spalte stärker gewölbt sind und dass die in diesem Zustande gemessene Breitendimension auf Zusatz von wasserentziehenden Mitteln sich verkleinert. Auf wirklichen Querschnitten durch diesen Theil der Spaltöffnungen beobachtet man ferner, dass die Verdickungsleisten, welche im mittleren Theil die ganze Breitseite des spaltenförmigen Lumens einnehmen, sich mit ihren verjüngt auslaufenden Enden an die Rückenwand der Polerweiterung anlegen, so zwar, dass die beiden Leisten einer Schliesszelle stets getrennt bleiben (Fig. 7). Diese Enden bilden also gleichsam die Handhaben, an denen die Mittelstücke der Schliesszellen vom Turgor ergriffen und seitlich verschoben werden.

Aus dieser Darstellung ergiebt sich zugleich, dass das spaltenförmige Lumen der Mittelstücke für den Bewegungsmechanismus ohne Bedeutung ist; es kann höchstens den Zweck haben, Ungleichheiten der Turgescenz zwischen den Enderweiterungen der nämlichen Schliesszelle zu verhüten, wobei es immer noch fraglich bleibt, ob solche Ungleichheiten überhaupt zu befürchten wären.

Dass die Nebenzellen in manchen Fällen zur Herstellung des Verschlusses mitwirken müssen, erscheint mir, wie ich bereits oben andeutete, zweifellos. Wenigstens wüsste ich nicht, wie das Offenbleiben der Centralspalte nach Kochen des Präparates in Wasser oder nach Zusatz von Säuren, Jodlösung u. s. w. und selbst nach Verletzung der Schliesszellen durch den Schnitt (Fig. 13) anders gedeutet werden könnte. Ein solches Verhalten

wurde aber wiederholt und zwar nicht bloss bei dem oben erwähnten *Cynosurus echinatus,* sondern auch bei *Aira capillata* und *Briza maxima* constatirt. Aber allerdings fanden sich neben zahlreichen offenen Spalten stets auch einzelne geschlossene, oft sogar in erheblicher Anzahl, und ich gestehe, dass es mir nicht völlig genügen will, für diese letzteren einfach eine abweichende Construction anzunehmen; doch weiss ich zur Zeit nichts Besseres.

Aber wie auch dieser Gegensatz zu Stande kommen mag, jedenfalls lehrt die Beobachtung, dass der von den Nebenzellen ausgehende Druck die Centralspalte erheblich zu verengern im Stande ist und dass er eventuell vollkommen ausreicht, um eine mässig geöffnete Spalte ohne Mitwirkung anderer Kräfte zu schliessen. Ich habe wiederholt gesehen, wie die nach innen gebogenen Mittelstücke der Schliesszellen auf Zusatz von wasserentziehenden Reagentien sich plötzlich gerade streckten, während die Centralspalte sich gleichzeitig erweiterte. Einige Secunden später, nachdem das Reagens auch die Schliesszellen erreicht hatte, wurde diese Erweiterung wieder aufgehoben, aber die Mittelstücke blieben gerade. Es ist in solchen Fällen klar, dass nur die Verminderung des hydrostatischen Druckes in den Nebenzellen die zuerst beobachteten Veränderungen herbeiführen konnte.

Für die theoretische Betrachtung bietet übrigens das Offensein der Spaltöffnungen im spannungslosen Zustande keinerlei Schwierigkeiten. Es ist damit nur eine bemerkenswerthe, früher nicht erwiesene Thatsache gegeben, eine kleine Abweichung vom gewöhnlichen Verhalten, welche in jedem einschlägigen Falle constatirt zu werden verdient, aber kein neues Problem, das einer besonderen Lösung bedürfte. Man kann ein Kautschukmodell des Spaltöffnungsapparates ebenso gut offen wie geschlossen herstellen; es gehört dazu bloss eine kleine Änderung im Zuschnitt. Warum sollten ähnliche Verschiedenheiten nicht auch bei Cellulosemembranen vorkommen können? So lange hierbei die Grundzüge der Construction dieselben bleiben, kann die Erhöhung des Druckes in den künstlichen oder natürlichen Schliesszellen doch stets nur eine Erweiterung, niemals eine Verengerung der Centralspalte bewirken. Die Bewegungsmechanik bleibt also im Wesentlichen unverändert, nur dass im gewöhnlichen Falle die Mitwirkung der Nebenzellen bei Herstellung

des Verschlusses entbehrlich, im Ausnahmefalle dagegen nothwendig ist.

Anderweitige Abweichungen in der Mechanik habe ich bis jetzt weder bei den Gramineen und Cyperaceen, noch überhaupt bei den Angiospermen beobachtet. Es bleibt zwar immer eine theoretische Möglichkeit, dass die Schliesszellen bei steigendem Turgor sich etwas verlängern und in Folge des Gegendruckes der unter- und oberseits anstossenden Epidermiszellen seitwärts ausbiegen; allein soviel mir bekannt, ist ein solcher Öffnungsmechanismus bis dahin bei keiner einzigen Pflanze nachgewiesen. Die entgegengesetzte Angabe Kohl's[1]) beruht, wie es scheint, nur auf einer ungenauen Wiedergabe der von mir und Haberlandt[2]) gegebenen Darlegung. Ausserdem bemerke ich noch, dass die Kohl'schen Abbildungen (Fig. 13 u. 15 auf Taf. I), welche die Spaltöffnungen von *Zea Mays* im offenen Zustande veranschaulichen sollen, unmöglich richtig sein können. Fig. 13 zeigt uns nämlich offene Spalten an Stellen, wo die Schliesszellen mit einander verwachsen sind, Fig. 15 die schwach gebogenen Grenzlinien des Vorhofes bei geschlossener Centralspalte; diese letztere hat, auch wenn sie geöffnet ist, niemals solche Umrisse.

Bezüglich der Kräfte, welche in den Schliesszellen zur Wirkung kommen müssen, um eine Öffnungsbewegung herbeizuführen, ist erstlich zu berücksichtigen, dass dieselben nur in den Enderweiterungen geeignete Angriffspunkte finden, während der Gegendruck der Nebenzellen sich nahezu auf die ganze Länge erstreckt. Auf die Flächeneinheit berechnet, würde folglich dieser Gegendruck, so könnte man schliessen, für den Fall des Gleichgewichts erheblich geringer ausfallen, als der wirksame Druck in den Enderweiterungen, wo die Angriffsfläche eine viel kleinere ist. Andererseits darf aber nicht übersehen werden, dass die antagonistischen Kräfte in Zellen von ungleicher Form und Grösse ihren Sitz haben, wodurch die Frage des Gleichgewichts eine ziemlich verwickelte wird. Die Nebenzellen sind

[1]) Kohl, Die Transpiration der Pflanzen, 1886, S. 24.

[2]) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, S. 306. — In meiner Mittheilung (Monatsber. der K. preuss. Akad. d. Wiss. 1881, S. 838; diese Sammlung, S. 39) ist nur von der theoretischen Möglichkeit des betreffenden Mechanismus die Rede, daneben noch von anatomischen Thatsachen, welche zu Gunsten derselben angeführt werden können.

namentlich im mittleren Theil des Spaltöffnungsapparates meist beträchtlich höher als die Schliesszellen und da sie überdies nur wenig verdickte, oft sogar sehr zarte Wände besitzen, so erfahren sie bei der Öffnungsbewegung ziemlich starke Formveränderungen, indem sie nach Art eines Kautschukkissens sich abplatten und dafür immer weiter nach der Athemhöhle zu sich vorwölben. Es ist also nicht der hydrostatische Druck, welcher bei dieser Bewegung überwunden wird, sondern nur der Widerstand, welchen die Nebenzellen der angedeuteten Formveränderung entgegensetzen, und dies ist eine variable, von der Biegsamkeit und Dehnbarkeit der Membran, sowie von den Dimensionsverhältnissen und dem Turgor abhängige Grösse, die sich experimentell nicht mit der nöthigen Sicherheit bestimmen lässt.

Nur soviel ist allerdings klar, dass der hydrostatische Druck der Schliesszellen in dem Zustande, in welchem sie eine Öffnungsbewegung zu bewirken vermögen, erheblich grösser ist als derjenige der Nebenzellen. Es geht dies schon aus dem Verhalten der Präparate gegen wasserentziehende Reagentien unzweifelhaft hervor. Legt man z. B. Flächenschnitte mit offenen Spaltöffnungen in eine 10procentige Lösung von Kalisalpeter, so tritt in den Nebenzellen, wie in den Epidermiszellen, sofort Plasmolyse ein, in den Schliesszellen dagegen nicht. Selbst an Schnitten, welche ungefähr eine Stunde in Salpeterlösung gelegen haben, beobachtet man noch zahlreiche offene Stomata. Fügt man dagegen etwas krystallinischen Salpeter zum Präparat hinzu, wodurch natürlich die Lösung concentrirter wird, so verengert sich die Centralspalte allmählich, bis sie dem spannungslosen Zustande entspricht, in den meisten Fällen also bis zum vollständigen Verschluss.

Cyperaceen. Die Stomata der Cyperaceen unterscheiden sich zum Theil durch die weniger spaltenförmige Gestalt des Lumens im mittleren Theil der Schliesszellen. Bei den Scirpeen scheint sogar die Querschnittsansicht meist geradezu dem gewöhnlichen Lilientypus zu entsprechen, d. h. das Lumen ist nach der Rückenwand hin stark verbreitert und die Lage der Verdickungsleisten eine mehr oder weniger bauchseitige (Fig. 9 u. 15).

Aber ungeachtet dieser Formverschiedenheit, welche auf den gewöhnlichen Öffnungsmechanismus hinzudeuten scheint, habe ich

eine nennenswerthe Krümmung der Schliesszellen bei steigendem Turgor niemals beobachtet. Die Centralspalte ist vielmehr auch hier, wie bei den Gramineen, von geraden und unter sich parallelen Linien begrenzt, welche beim Schliessen sich bis zur Berührung nähern und beim Öffnen von einander entfernen. In diesem Punkte, der für den Bewegungsmechanismus wesentlich ist, besteht also vollkommene Übereinstimmung zwischen Gramineen und Cyperaceen.

Die unverdickten Enderweiterungen sind auch hier in der Richtung senkrecht zur Oberfläche beträchtlich höher als die Mittelstücke der Schliesszellen; sie bilden auf Querschnitten zwei schmale, etwas abgerundete Rechtecke, deren Langseiten das Zwei- bis Dreifache der Breite erreichen (ähnlich wie in Fig. 8). Man sieht ohne Weiteres ein, dass die Wölbung der Rückenwände bei steigendem Turgor in Folge dieser Formverhältnisse einen absolut stärkeren Ausschlag giebt, als dies sonst der Fall sein würde; denn je höher die Wand, desto beträchtlicher die seitliche Bewegung ihrer Mitte.

Man hat es übrigens auch bei lebenden Cyperaceen nicht immer in der Gewalt, offene Stomata für die Beobachtung zu erhalten. So blieb z. B. bei *Heleocharis palustris* selbst eine längere Einwirkung des directen Sonnenlichtes unter den scheinbar günstigsten Verhältnissen stets ohne Erfolg; die Centralspalten waren entweder vollständig geschlossen oder nur bis auf 1 oder 2 Mik. geöffnet. Ebenso verhielt sich eine *Isolepis*-Art aus dem Gewächshaus. Dagegen beobachtete ich ziemlich weit geöffnete Spalten bei *Rhynchospora alba*, *Eriophorum vaginatum* und *Scirpus sylvaticus*, desgleichen bei verschiedenen *Carex*-Arten (*arenaria*, *hirta* u. a.), welche letzteren sich allerdings auch in der Querschnittsansicht der Schliesszellen durchgehends den Gramineen anreihen und daher ein übereinstimmendes Verhalten von vornherein erwarten lassen.

Die Nebenzellen sind, wie bei den Gramineen, im Allgemeinen dünnwandig und daher leicht zusammendrückbar; in ihrem mittleren Theil springen sie oft weit gegen die Athemhöhle vor (Fig. 6). Auf diesen Eigenschaften beruht für die Schliesszellen die Möglichkeit einer ausgiebigen Öffnungsbewegung.

2. Einige Verschiedenheiten im Bau der Spaltöffnungen.

Neben den im Vorhergehenden erwähnten allgemeinen Zügen des anatomischen Baues verdienen noch einige Besonderheiten, welche nur für gewisse Arten charakteristisch sind, eine kurze Besprechung. Zunächst sei an die Einsenkung der Schliesszellen unter das Niveau der Blattoberfläche, bez. an die Überwölbung derselben durch Ausstülpungen der Epidermis erinnert — eine Einrichtung, welche bekanntlich in dieser oder jener Form bei den verschiedensten Abtheilungen der Gefässpflanzen wiederkehrt und im Allgemeinen wohl unzweifelhaft eine Herabsetzung der Transpirationsgrösse bezweckt. Dasselbe gilt von der Anordnung der Stomata in Rillen oder Furchen, welche sich bei spärlicher Wasserzufuhr verengern.

Diesen schützenden Vorrichtungen begegnen wir nun auch bei manchen Gramineen und Cyperaceen, und soweit dieses Vorkommen sich auf die Vertreter der Steppen- und Wüstenflora und auf andere Bewohner trockener Standorte (Kalkfelsen u. s. w.) beschränkt, entspricht dasselbe der angedeuteten Auffassung. Es liegt daher nichts Auffallendes darin, dass bei *Cynodon Dactylon*, *Panicum turgidum* u. a. die Spaltöffnungen von Papillen überwölbt oder eingesenkt und bei *Stipa capillata*, *Festuca ovina*, *Aristida ciliata*, *Macrochloa tenacissima*, *Corynephorus canescens* u. s. w. auf mehr oder weniger tief einspringende Furchen verwiesen sind[1]). In solchen Besonderheiten erblicken wir vielmehr bedeutsame Anpassungserscheinungen, deren Zweckmässigkeit uns einleuchtet.

Allein es giebt Fälle, wo die nämlichen Vorkommnisse sich einstellen, ohne dass die äusseren Lebensbedingungen sie zu rechtfertigen scheinen. Wir begegnen z. B. überwölbten oder deutlich eingesenkten Spaltöffnungen auch bei zahlreichen Carices (vgl. Fig. 3—5), so bei *Carex paniculata, teretiuscula, vesicaria, ampullacea, panicea, limosa, glauca, maxima, riparia* u. s. w., obschon die meisten dieser Arten an Standorten vorkommen, die mit Steppen oder Wüsten möglichst wenig gemein haben. Manche derselben treten überdies häufig in Gesellschaft anderer auf,

[1]) Vgl. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, Berlin 1887; ferner Pfitzer, Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe (in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., VII), und Tschirch, Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter (ebenda, XIII).

denen diese Schutzeinrichtungen fehlen. Es kann also wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die heutigen Standortsverhältnisse der Carices unserer Flora die in Rede stehenden Verschiedenheiten des Baues nicht erklären. Ist auch die Annahme gestattet, dass manche „sumpfige“ Stelle Jahr für Jahr austrockne, bevor die Vegetationszeit der hier vorkommenden Arten abgeschlossen ist[1]), so bleibt doch die Frage ungelöst, warum an dem nämlichen Ufer, in demselben Moor u. s. w. die eine Art geschützte, die andere ungeschützte Spaltöffnungen besitzt. Hier müssen nothwendig noch ganz andere Momente mit im Spiele sein.

Da nun die einheimischen *Carex*-Arten, zumal die zahlreichen Formen des Alpengebietes, grossentheils nordischen Ursprungs sind, so schien es mir nothwendig, zunächst darüber Gewissheit zu erlangen, ob vielleicht bezüglich der Spaltöffnungen irgend ein Unterschied zwischen den nordischen und den alpinen Species bestehe, oder genauer: ob die fraglichen Schutzeinrichtungen an den heutigen Standorten im Gebiet der Alpen oder aber — wenn sie etwa nur den eingewanderten Arten zukommen — in der Urheimath der letzteren entstanden sein müssen.

Nun sind nach H. Christ[2]) von den 29 Species, welche der Alpenflora angehören, nur 7 rein alpin, nämlich *Carex baldensis*, eine insubrische Hügelpflanze, *C. curvula, C. foetida* „und die Gruppe der *sempervirens*, von deren 5 Gliedern nur *ferruginea* nordisch ist“. Unter diesen endemischen Arten habe ich nun keine einzige gefunden, welche eingesenkte oder mit irgend

[1]) Vgl. Volkens, Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane (Jahrb. d. Königl. Bot. Gartens zu Berlin, Bd. III, 1884, S. 46).

[2]) H. Christ, Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette (Neue Denkschr. d. schweiz. naturf. Ges. 1866). Derselbe: Das Pflanzenleben der Schweiz, 1879. — Nach einer brieflichen Mittheilung vom December 1888 zählt der Autor gegenwärtig folgende Species zur *Sempervirens*-Gruppe: 1. *sempervirens* Vill. mit der nahestehenden *laevis* Kit., 2. *hispidula* Gaud., 3. *firma* Host, 4. *tenax* Reuter, 5. *tenuis* Host, 6. *ferruginea* Scop. — Zu *C. ferruginea* bemerkt derselbe, dass er seither in all' den vielen nordasiatischen Sammlungen keine einzige echte *ferruginea* gesehen habe und deshalb auch diese Species eher für rein alpin halten möchte. Dagegen sei *C. foetida* nicht rein alpin, da sie seitdem in den hohen Rocky Mountains gefunden wurde. — Schutzeinrichtungen zu Gunsten der Spaltöffnungen kommen übrigens bei keiner der hier genannten Arten vor. Auch bei *C. hispidula*, wo die Epidermis der Blattunterseite schwach papillös ist, neigen sich die Papillen der benachbarten Zellen nicht über die Spaltöffnungen herüber.

welchen Schutzeinrichtungen versehene Spaltöffnungen besässe. Dasselbe gilt von den Formen, welche von Süden her eingewandert sind, wie z. B. *C. gynobasis* und *nitida*, oder wenigstens zu den Vertretern eines wärmeren Typus gehören, wie *C. humilis, alba* und *pilosa*. Auch *C. macrolepis*, eine Alpenpflanze Illyriens und der Apenninen, reiht sich hier an. Und doch sind es gerade diese südlichen und die rein alpinen Carices, welche vorherrschend trockene, zum Theil felsige Standorte lieben und daher den Steppengräsern noch am ehesten klimatisch nahe zu stehen scheinen.

Von den nordischen Einwanderern, die sich fast ausnahmslos an sumpfigen und moorigen Orten angesiedelt haben, ist übrigens nur ein Bruchtheil mit eingesenkten oder von Papillen überwölbten Stomata ausgestattet; der überwiegenden Mehrzahl der Ansiedler fehlt dieses Steppenzeichen. Zu den letzteren gehören z. B. nach den mir vorliegenden Notizen:

> *Carex acuta, arenaria, caespitosa, chordorrhiza, dioica, flava, filiformis, leporina, ligerica, muricata, Oederi, paludosa, pilulifera, Pseudocyperus, supina, vulpina.*

Ich muss nun freilich darauf verzichten, die nordische Heimath der eingewanderten *Carex*-Arten näher zu bezeichnen und in Bezug auf die klimatischen Factoren, denen die Spaltöffnungen sich angepasst haben, specielle Belege zu liefern; denn soweit reichen unsere Kenntnisse nicht. Es mag aber doch gestattet sein, auf den stellenweise geradezu steppenartigen Charakter der nordischen Tundren und Fjelde hinzuweisen. So sagt Warming[1]) auf Grund eigener Anschauung über die Vegetation Grönlands: „Die Pflanzen der Haide und wohl auch die der Fjeldformation leben unter extremen klimatischen Verhältnissen. Zu gewissen Zeiten, nämlich in der Schneeschmelzperiode, grosse Nässe, Überfluss an Feuchtigkeit in der Erde und wohl auch in der Luft; später dagegen, im Sommer, wenn das Schneewasser verschwunden ist und nur begrenzte und bestimmte Stellen noch von den grossen, langsam schmelzenden Schneefeldern bewässert werden, können Zeiten eintreten, wo der flachgründige Boden durch und durch erhitzt wird und eine sengende Dürre im Boden und in der Luft herrscht; die Flechten stehen trocken und spröde und die Moose zusammengeschrumpft; dass die Gefässpflanzen eigens eingerichtet sein müssen, um solche Verhältnisse ertragen

[1]) E. Warming, Über Grönlands Vegetation, in Engler's Bot. Jahrb., X, S. 383.

zu können, ist einleuchtend. So merkwürdig es auch lautet, ist es doch wahr, dass wir in einem arktischen, ein ungeheures Eisfeld umschliessenden und von Eis umschlossenen Lande wie Grönland Vegetationsformen finden, nämlich die der Haide und minder deutlich die Fjeldformation, welche anatomische Verhältnisse im Blattbau darbieten, wie sie auch in südlichen Steppen und Wüsten, ja selbst in der ägyptisch-arabischen Wüste zu finden sind."

Hiernach erscheint also wohl die Annahme, dass die nordischen Seggen vor ihrer Wanderung nach dem Süden zum Theil in einem extremeren Klima vegetirt haben als gegenwärtig im Gebiet der Alpen, keinenfalls ungereimt. Wenn in Grönland unter den gegenwärtigen Verhältnissen bei etwa 68° n. B. das Thermometer Ende Juli, in der Sonne beobachtet, bis auf $36\frac{1}{2}$° C. und bei geschwärzter Kugel bis auf 40° C. steigt, und wenn alsdann sengende Trockenheit in Luft und Boden herrscht, warum sollten ähnliche Extreme nicht auch in präglacialer Zeit da und dort, sowohl im asiatisch-europäischen als im amerikanischen Norden, vorgekommen sein? Und da bei den Gramineen gerade die Schutzeinrichtungen, von denen hier die Rede ist, nur unter dem Einfluss anhaltender, periodisch wiederkehrender Hitze und Trockenheit zur Ausbildung kommen, so liegt es nahe, für die Cyperaceen dasselbe Verhalten vorauszusetzen.

Es sei an dieser Stelle, um Missverständnissen vorzubeugen, noch ausdrücklich bemerkt, dass die Gramineen mit einer grösseren Mannigfaltigkeit schützender Einrichtungen, die demselben Zwecke dienen, ausgerüstet sind als die Cyperaceen und speciell die Carices. Den letzteren fehlt, soweit meine Beobachtungen reichen, die Rillenbildung und die Fähigkeit, ihre Blätter zusammenzufalten oder einzurollen. Dafür ist die Art und Weise, wie die Einsenkung der Stomata oder die Überwallung durch Papillen zu Stande kommt, durch mancherlei kleinere und grössere Verschiedenheiten ausgezeichnet, die sich etwa in folgender Weise gruppiren lassen.

a) Schliess- und Nebenzellen unter das Niveau der Epidermisaussenwand eingesenkt. Äussere Athemhöhle zuweilen überdies durch kleine Ausbuchtungen der Epidermiszellen, welche dem vorstehenden Ringwall ein gekerbtes Aussehen geben, mehr oder weniger verengt. Hierher: *Carex paniculata, teretiuscula, vesicaria, ampullacea, riparia.*

b) Schliess- und Nebenzellen von 4 oder mehr Papillen überdeckt, welche von den angrenzenden Epidermiszellen ausgehen, wobei jede dieser Zellen 1—2 oder noch mehr Papillen entwickelt. Hierher: *Carex panicea, limosa, glauca, clavaeformis.* Von der vorhergehenden Gruppe nicht scharf geschieden.

c) Nebenzellen in ihrer ganzen Länge über das Niveau der Schliesszellen erhöht. Hierher: *Carex irrigua, rigida* (Fig. 14).

Der im Vorstehenden betonte Unterschied zwischen einem Theil der nordischen und den rein alpinen *Carex*-Arten ist insofern von besonderer Bedeutung, als derselbe zu der unabweislichen Schlussfolgerung führt, dass die anatomischen Merkmale, welche als Anpassungen an die äusseren Lebensbedingungen zu betrachten sind, ausnahmslos nur bei endemischen, bei eingewanderten dagegen nicht immer den heutigen Standortsverhältnissen entsprechen. Sowohl die erwähnten Steppenzeichen, welche einzelne Gräser und Scheingräser unserer Flora aufweisen, als auch die aussergewöhnlichen Verstärkungen der Schutzscheide bei *Tofieldia calyculata, Iris sibirica, Narthecium ossifragum* u. a. sind offenbar nicht an den heutigen Standorten in Deutschland, sondern in der durch grössere klimatische Extreme ausgezeichneten Urheimath entstanden. Und vielleicht gilt dasselbe auch von den ericoiden Blattformen, den Wachsüberzügen, Schuppenhaaren und ähnlichen Einrichtungen, welche die Verdunstungsgrösse herabsetzen und insbesondere den Spaltöffnungen Schutz gewähren, bei endemischen Pflanzen aber, wie es scheint, nicht vorkommen.

3. Systematische Umgrenzung der beschriebenen Spaltöffnungsform.

Von den einheimischen Monocotylen heben sich die Gramineen und Cyperaceen in Bezug auf Bau und Mechanik der Spaltöffnungen deutlich ab; schon die Juncaceen zeigen ausgesprochenen Lilientypus. Über die exotischen Gattungen, welche im System in der Nähe der Juncaceen untergebracht sind, kann ich zwar nicht mit gleicher Sicherheit urtheilen, da mir bloss Herbarmaterial zur Verfügung stand; ich glaube indessen doch die erforderlichen Anhaltspunkte gewonnen zu

haben, um wenigstens die hydrophilen Vertreter der fraglichen Gruppen ausnahmslos den Liliifloren an die Seite stellen zu können. Es gehören hierher: *Xyris nubigena* und *strobifera, Philydrum lanuginosum*, *Rapatea Martiana, Cephalostemon Bidelianus, Eriocaulon decangulare.* Grössere Schwierigkeiten bieten die xerophilen Formen der Astelieen, Restiaceen, Xerotideen und Flagellariaceen, weil sich an trockenem Material nicht entscheiden lässt, ob die hier öfter vorkommenden Schliesszellen mit spaltenförmigem Lumen an der lebenden Pflanze noch functionstüchtig waren oder aber die Fähigkeit, sich zu öffnen, verloren hatten. Soweit indess der anatomische Bau für sich allein zu Schlussfolgerungen berechtigt, halte ich es für wahrscheinlich, dass keine einzige der hierher gehörigen Pflanzen zum Gramineentypus gehört; manche derselben erinnern namentlich auf Flächenansichten durchaus an lilienartige Gewächse, so z. B. *Astelia pumila* und *Xerotes glauca.*

Es kann hiernach fast als sicher bezeichnet werden, dass die Gramineen und Cyperaceen durch die Besonderheiten ihrer Spaltöffnungen unter den Monocotylen isolirt dastehen, und da es sich hier um Merkmale handelt, welche als morphologische Grundzüge des Baues, nicht etwa nur als klimatische Anpassungen, zu betrachten sind, so deuten dieselben, wie mir scheint, unverkennbar auf eine wirkliche Stammesverwandtschaft.

Andererseits ist bekannt, dass die Mestombündel der Juncaceen und Cyperaceen von Schutzscheiden umschlossen sind, welche den Gramineen fehlen, was auf eine engere Zusammengehörigkeit jener hinzudeuten scheint, und richten wir unser Augenmerk auf das mechanische Gewebesystem, so sehen wir Gramineen und Cyperaceen mit einem Theil der Juncaceen durch die subepidermalen Rippen verbunden, während ein anderer Theil dieser letzteren sich mehr den Lilien nähert.

So fördert die vergleichende Betrachtung der Gewebe und localen Apparate mannigfache und wirkliche Verwandtschaftsbeziehungen zu Tage, welche bald nur kleine, bald grössere Formenkreise umfassen, sie lehrt uns aber auch, dass jedes Gewebesystem und jeder Apparat seine eigene Geschichte hat, deren Wendepunkte in der Reihe der Generationen mit denjenigen anderer Entwicklungsvorgänge meist nicht zusammenfallen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Fig. 1 u. 2. Schematische Darstellung eines Spaltöffnungsapparates im halb offenen und im weit geöffneten Zustand, beide in der Flächenansicht, aber nur etwa bis zur Mitte aufgenommen. *s* die Centralspalte, *mo* und *on* die zarten Membranstücke der Schliesszellen, welche bei der Öffnungsbewegung einen immer grösser werdenden Winkel bilden, *op* die Mittelwand zwischen den Enderweiterungen der Schliesszellen. Die punktirten Linien geben die Membrandicke zwischen den Verdickungsleisten an.

Fig. 3. Querschnitt durch eine eingesenkte Spaltöffnung von *Carex vesicaria.* Vergr. 730.

Fig. 4. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Carex panicea.* Die an die Nebenzellen angrenzenden Epidermiszellen wölben sich papillenartig vor. Vergr. 730.

Fig. 5. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Carex ampullacea.* Ebenfalls mit vorgewölbten Epidermiszellen. Vergr. 730.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Carex leporina.* Vergr. 730.

Fig. 7. Querschnitt durch die Enderweiterungen der Schliesszellen von *Zea Mays.* Die Verdickungsleisten liegen hier beiderseits an der Rückenwand. Vergr. 730.

Fig. 8. Ein ähnlicher Querschnitt durch den dünnwandigen Theil der Enderweiterungen. Vergr. 730.

Fig. 9. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Isolepis.* Vergr. 730.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Carex teretiuscula.* Die an die Nebenzellen grenzenden Epidermiszellen bilden nicht bloss einfache Vorwölbungen, sondern unregelmässige Ausbuchtungen, welche dem über die Schliesszellen sich erhebenden Ringwall ein eigenthümlich warziges Aussehen verleihen. Vergr. 730.

Fig. 11. Flächenansicht einer Spaltöffnung von *Triticum vulgare.* Die Centralspalte ist geöffnet. Vergr. 730.

Fig. 12. Flächenansicht einer Spaltöffnung von *Cynosurus echinatus.* Die Mittelstücke der Schliesszellen sind durch den Überdruck der Nebenzellen nach innen gebogen. Vergr. 730.

Fig. 13. Eine quer durchschnittene Spaltöffnung von *Cynosurus echinatus.* Mit offener Centralspalte.

Fig. 14. Flächenansicht einer Spaltöffnung von *Carex rigida.* Die Nebenzellen *nn* sind über die Schliesszellen vorgewölbt; *p* eine Epidermispapille.

Fig. 15. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von *Eriophorum Scheuchzeri.* Vergr. 730.

Fig. 36. Radialer Längsschnitt durch eine Schliesszelle von *Triticum* und die angrenzenden Epidermiszellen. Vergr. 730.

C

Blattstellungen

IV.

Über den Wechsel der Blattstellungen an Keimpflanzen von *Pinus*.

Verhandl. d. Bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, 1879, Sitzungsber. S. 109—111.

Hierzu Taf. V.

Die Cotyledonen, deren Zahl in den untersuchten Fällen zwischen 3 und 8 variirte, bilden bekanntlich einen ziemlich regelmässigen Quirl; die darauf folgenden Blätter dagegen zeigen die verschiedensten Stellungen: hier gleichzählige Quirle, welche unter sich und mit dem Cotyledonenquirl regelrecht alterniren, dort ungleichzählige Quirle mit kleineren oder grösseren Abweichungen bezüglich der Insertionshöhe und der Querschnittsgrösse einzelner Glieder, dann wieder eine zur Hauptreihe[1]) gehörige Normalspirale, deren erster Umlauf sich unmittelbar an die Cotyledonen anschliesst, und endlich nicht gar selten auch absolute Regellosigkeit, die sich über eine grössere Anzahl von Blättern erstreckt. Aber trotz dieser Verschiedenheiten ordnen sich die Blätter, welche im weiteren Entwicklungsgange der Pflanze neu hinzukommen, fast ausnahmslos in eine regelmässige Spirale mit Divergenzen der Hauptreihe. Also ungleiche Ausgangsstellung und ungleiche Anschlüsse, aber immer dasselbe Endresultat.

Diese Thatsache legt den Gedanken nahe, es möchten in diesem Wechsel ausser den Momenten, die ich in meiner Theorie der Blattstellungen als maassgebend bezeichnet habe, noch

[1]) Unter Hauptreihe verstehe ich die Reihe 1, 2, 3, 5, 8, 13 . . ., nicht die derselben entsprechende Divergenzenreihe $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$ etc. Diese Unterscheidung ist nothwendig, weil die bezeichnete Divergenzenreihe für die mechanische Theorie der Blattstellungen bedeutungslos ist.

andere, vielleicht wichtigere zur Geltung kommen, welche zuletzt den Ausschlag geben. Um diese Möglichkeit zu prüfen, habe ich schon früher eine Anzahl Coniferenkeimlinge untersucht, gelangte jedoch wegen Mangel an geeignetem Material zu keinem bestimmten Ergebniss[1]). Erst die in Berlin wieder aufgenommene Untersuchung dieser Frage zeigte mir, dass es sich hier um Gruppirungen handelt, welche ein durchaus individuelles Gepräge tragen, indem sie bei jeder neuen Keimpflanze sich wieder etwas anders gestalten als bei den bereits untersuchten; die übereinstimmende Endstellung hat keinen andern Grund als die bekannte Thatsache, dass die regelmässige Quirlstellung (sowohl bei zwei- als mehrzähligen Quirlen) leicht in die unregelmässige und von dieser in die gewöhnliche Spiralstellung übergeht. Diese letztere kommt auch bei theoretischen Constructionen so zu sagen immer wieder von selbst zu Stande, während man jeder andern Stellung, etwa nach der Reihe 1, 3, 4, 7 . . . oder 2, 5, 7, 12 . . ., mit Absicht und Berechnung entgegensteuern muss, um sie beispielsweise aus drei- oder vierzähligen Quirlen abzuleiten. Es giebt mit andern Worten viele Wege, welche zur gewöhnlichen, und nur wenige, die zu einer andern Spiralstellung führen.

Zur näheren Begründung dieses Ergebnisses liefern nun allerdings die mir vorliegenden, mit dem Prisma aufgenommenen Querschnittsansichten der Scheitelregion die besten Belege. Da ich jedoch darauf verzichten muss, alle diese Ansichten durch Abbildungen zu veranschaulichen, so mag die Gruppirung der Übergangsmodalitäten nach den hauptsächlichsten Verschiedenheiten und die Abbildung dieser letzteren genügen, um das Zustandekommen einer typischen Schlussstellung dem Verständniss näher zu bringen. Wir können, abgesehen von kleineren Abweichungen, etwa folgende Fälle unterscheiden.

1. Mit einem vierzähligen Cotyledonenquirl alternirt ein gleichzähliger Blattquirl, wobei jedoch eines der 4 Blätter (*1* auf Taf. V, Fig. 1) von den beiden benachbarten am rechten und linken Rande bedeckt erscheint. Etwas oberhalb dieses Blattes und mit demselben ein nahezu gleichschenkliges Dreieck bildend stehen auf der opponirten Stengelhälfte zwei kleinere (*2* u. *3*); auf diese folgt ein drittes, welches (ähnlich wie bei Axillar-

[1]) Vgl. meine „Blattstellungen", S. 81, Anmerkung.

sprossen) über die Richtung der Grundspirale entscheidet. Die folgenden Blätter schliessen sich hierauf mit ungefähr gleichen Divergenzen an. — Derselbe Übergangsmodus kann selbstverständlich auch da vorkommen, wo auf die Cotyledonen mehrere vierzählige und regelmässig alternirende Quirle folgen.

2. Auf mehrere annähernd regelmässig vierzählige Cotyledonen- oder Blattquirle folgt ein gleichzähliger, aber entschieden unregelmässiger (*a b c d*, Fig. 2), dessen Glieder an zwei nicht genau opponirten Stellen des Querschnitts je eine Lücke zwischen sich lassen; in der grösseren Lücke entsteht ein unteres, in der kleineren ein zweites oberes (oder auch in gleicher Höhe inserirtes) Blatt (*1* u. *2*); ein drittes eben noch angedeutetes divergirt ungefähr um $\frac{1}{3}$ des Umfanges von dem letztern. Die Spirale wird dadurch in ähnlicher Weise bestimmt, wie bei manchen Dicotylen mit gekreuzten Blattpaaren (*Helianthus* etc.), wo die Glieder des letzten Paares ebenfalls einseitig genähert, zuweilen überdies in verschiedener Höhe inserirt sind, womit die Spiralstellung eingeleitet ist.

3. Auf die Cotyledonen oder die unmittelbar anschliessenden Blätter folgen ein oder mehrere dreizählige Quirle, von denen mindestens der letzte (*abc* in Fig. 3*a*, 3*b* und 3*c*) deutlich unregelmässig ist. An der Stelle, wo die Glieder dieses Quirls die grösste Lücke zwischen sich lassen, entsteht ein isolirtes Blatt, auf welches in der zweitgrössten Lücke ein etwas höher stehendes folgt. Damit ist die normale Spiralstellung eingeleitet. Häufigster Fall.

4. Auf den Quirl der Cotyledonen, welche im Querschnitt zuweilen theils seitlich verschmolzen, theils noch völlig isolirt erscheinen und jedenfalls in etwas ungleicher Höhe inserirt sind, folgen Blätter, die sich am besten nach der gewöhnlichen Spirale numeriren lassen, obschon die ersten Divergenzen noch sehr ungleich sind (Fig. 4). Weiter nach oben geht diese unregelmässige Stellung, die zum Theil auch wohl das Bild alternirender dreizähliger Quirle gewähren kann, in die normale Spiralstellung mit constanten Divergenzen über.

5. Auf einen unregelmässigen vier- bis sechsgliedrigen Quirl (*abcd*, Fig. 5) folgt ein Blatt (*1*), welches einem Quirlelement, und zwar gewöhnlich dem am weitesten vom Centrum abstehenden, superponirt ist; die beiden folgenden, in ungleicher Höhe

inserirten Blätter (*2* u. *3*) stehen in den Lücken rechts und links von der jenem ersten Blatt opponirten Stelle des Umfangs. Damit ist die Spiralstellung eingeleitet.

6. Auf 4 Cotyledonen, deren innere Umrisslinie einen Rhombus bildet (Fig. 6), folgen zwei gekreuzte Blattpaare, von denen das untere (*a b*) den spitzen, das obere den stumpfen Winkeln des Rhombus entspricht. Dieses letztere Paar zeigt jedoch nicht genau opponirte, sondern einseitig genäherte Stellung und giebt dadurch Veranlassung zum Übergang in die normale Spiralstellung[1]). — Der Übergang vollzieht sich im Wesentlichen in gleicher Weise, wenn der innere Contour der Cotyledonen statt eines Rhombus eine mehr polygonale Figur bildet.

7. Auf 6—7 Cotyledonen folgen 4 Blätter (*a b c d*, Fig. 7), welche an einer Stelle des Umfangs eine Lücke zwischen sich lassen, hier steht ein beträchtlich jüngeres Blatt (*1*), ihm gegenüber — ungefähr in gleicher Höhe, aber nicht genau opponirt — ein zweites (2); das dritte kleinere divergirt um ca. 90 Grad und bildet mit dem jüngsten, kaum angelegten abermals ein einseitig genähertes Paar. Die folgenden Blätter ordnen sich voraussichtlich nach der Normalspirale.

8. Auf die Cotyledonen folgen zunächst regellos gestellte Blätter, dann unregelmässige Paare oder Wirtel, welche zuletzt durch eine der im Vorhergehenden bezeichneten Gruppirungen in die normale Spiralstellung übergehen.

Zur Erklärung der Tafel mag noch bemerkt werden, dass die Numerirung der Figuren mit derjenigen der Anschlussmodalitäten im Text übereinstimmt. Die Vergrösserungsziffer wurde der Figurennummer in Parenthesen beigesetzt.

[1]) Vgl. meine „Blattstellungen", Taf. XIII, Fig. 72 und Taf. XIV, Fig. 87.

V.

Über Spiralstellungen bei Florideen.

Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1880, S. 327—338.

Hierzu Taf. VI.

Bekanntlich zeigen die seitlichen Organe einiger Florideen (*Polysiphonia*, *Spyridia* etc.) regelmässige Spiralstellung und zwar mit Divergenzen, welche nach herkömmlicher Bezeichnungsweise den bekannten Reihen $\frac{1}{4}, \frac{2}{7}, \frac{3}{11} \ldots; \frac{1}{4}, \frac{1}{5}, \frac{2}{9} \ldots; \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13} \ldots$ etc. angehören[1]). Dabei findet die Anlegung dieser Organe am Sprossscheitel zum Theil unter Verhältnissen statt, welche die Beeinflussung des Vorganges durch die Contactwirkung der nächst älteren Organe auszuschliessen scheinen. So sagt z. B. Cramer[2]) in Bezug auf *Spyridia filamentosa* (Harvey): „Die Scheitelzellen von Langtrieben theilen sich continuirlich von unten nach oben fortschreitend durch schwach und im Zusammenhang mit der Verzweigung nach 13 verschiedenen Seiten alternirend geneigte Querwände.“ Hiernach und nach der citirten Abbildung Fig. 9 auf Taf. X wäre also die unerklärte Neigung der Wände nach $\frac{5}{13}$ in diesem Verzweigungsprocess das Primäre und das Auswachsen der einzelnen Gliederzelle an der Stelle, wo sie die grösste Längendimension besitzt,

[1]) Wie sich aus meiner Theorie der Blattstellungen ergiebt, ist diese Bezeichnungsweise nicht correct. Denn obschon die Stellungsverhältnisse bezüglich ihres Spielraumes am nämlichen Spross durch die Reihen 1, 2, 3, 5 ...; 1, 3, 4, 7 ... etc. bestimmt sind, besteht zwischen den oben aufgeführten Näherungsbrüchen und den gesetzmässigen Divergenzänderungen keine andere Beziehung, als dass beide nach dem nämlichen Grenzwerth convergiren. Dies gilt sowohl für die Änderungen durch mechanischen Druck, wie für diejenigen, welche das Kleinerwerden der Organe bedingt.

[2]) Physiologisch-systematische Unters. über d. Ceramiaceen, Heft I, S. 70.

die Folge davon. In ähnlicher Weise schildert Kny[1]) das Scheitelwachsthum von *Chondriopsis tenuissima* (Good. et Woodw.), *Polysiphonia fibrata* (Dillw.), *P. Brodiaei* (Dillw.), *P. sertularioides* (Grat.) u. a. Derselbe bemerkt ausdrücklich, dass „die in der Scheitelzelle auftretenden Querwände nach derjenigen Seite hin aufgerichtet sind, welche einem Blatt den Ursprung zu geben bestimmt ist“. Es mag ferner daran erinnert werden, dass auch die schiefen Wände der Moosrhizoiden (Zweigvorkeime) von H. Müller (Thurgau) in demselben Sinne gedeutet wurden.

Für die Theorie der Stellungsverhältnisse seitlicher Organe sind diese Wachsthumsvorgänge von doppeltem Interesse, einmal mit Rücksicht auf die Frage, welche Fälle regelmässiger Stellungen die Annahme einer Beeinflussung durch den gegenseitigen Contact ebenso unzweifelhaft ausschliessen, wie dies z. B. für die zweizeiligen Strahlen von *Cladophora, Ptilota* u. s. w., desgleichen für die Wedel kriechender Farnstämme anzunehmen ist. Mit dieser Frage steht sodann die weitere und allgemeinere im Zusammenhang, ob überhaupt Spiralstellungen ohne die Contactwirkung der jugendlichen Anlagen jemals zu Stande kommen.

Die Beantwortung dieser Fragen setzt natürlich eine genaue Kenntniss der Entwicklungszustände in der Scheitelregion voraus; es kommt auch hier, wie bei den höheren Gewächsen, vor Allem darauf an, die Contactbeziehungen zwischen dem neu auftretenden seitlichen Organ und den unmittelbar vorausgehenden festzustellen. Zu diesem Behufe habe ich die Stammspitzen der hierher gehörigen Florideen meist an kurzen, abgeschnittenen Enden, welche unter dem Mikroskop beliebig gedreht werden konnten, untersucht und hierbei namentlich auf die Querschnittsansichten der Scheitelregion mit den jüngsten Blattanlagen mein besonderes Augenmerk gerichtet. Die Resultate, die ich auf diesem Wege erhielt, sollen im Folgenden kurz dargestellt werden[2]).

Ich beginne mit der Gattung *Polysiphonia*. Die untersuchten Arten, *P. sertularioides* Grat., *P. variegata* J. Ag. u. a. verhielten

[1]) Über Axillarknospen bei Florideen, S. 2. Abdruck aus der Festschrift zur Feier des hundertjährigen Bestehens der Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1873.

[2]) Das Material zu diesen Untersuchungen verdanke ich meinen verehrten Collegen Strasburger, Kny und Cramer, denen ich hiermit für diese freundliche Unterstützung meinen verbindlichen Dank ausspreche.

sich im Wesentlichen so übereinstimmend, dass es mir überflüssig erscheint, sie gesondert zu besprechen. Die Anlagen der haarförmigen seitlichen Organe, die man füglich als Blätter bezeichnen kann, entstehen hier immer durch Ausstülpung von Gliederzellen der Scheitelregion, und zwar in streng acropetaler Folge. Häufig genug treten solche Ausstülpungen schon an den jüngsten Gliederzellen auf, also unmittelbar unter der Scheitelzelle; in anderen Fällen beginnt ihre Entwickelung im zweiten oder dritten Gliede rückwärts vom Scheitel. Die Theilungs- und Verzweigungsvorgänge, welche mit dem weiteren Wachsthum der Blätter verknüpft sind, setze ich hier als bekannt voraus; ich erinnere bloss an den pseudodichotomischen Aufbau derselben, welcher dadurch zu Stande kommt, dass die Gliederzellen des Hauptstrahls abwechselnd nach rechts und links, aber immer in tangentialer Ebene, ihre Seitenzweige bilden (vgl. Fig. 1—4). Die relative Breite der Anlagen beträgt bei den vierzeilig beblätterten Polysiphonien ungefähr $\frac{1}{4}$ des Stammumfanges (Fig. 1*A*; 2*A* Querschnittsansicht), sinkt aber später in Folge der vorwiegenden Dickenzunahme des Stammes auf einen erheblich kleineren Bruchtheil herunter (Fig. 1—4). Ein ähnliches Verhältniss scheint nach Beobachtungen an *P. Brodiaei* auch bei kleineren Divergenzen obzuwalten. Schon diese an den untersuchten Arten leicht nachzuweisende Beziehung zwischen dem Querdurchmesser der jugendlichen Organe und demjenigen des Mutterorgans spricht zu Gunsten der Contacttheorie.

Von besonderer Bedeutung ist zweitens der Umstand, dass die jungen Blätter sich mit ihrer Innenseite dem Stamm dicht anschmiegen, so dass sie auf Querschnitten, welche oberhalb ihrer Basis geführt wurden, an demselben haften bleiben. Man kann sich von diesem unmittelbaren Contact auch ohne Zuhülfenahme von Querschnitten leicht überzeugen, indem man kurze Stammenden unter dem Mikroskop dreht, bis die betreffenden Blätter eine genau seitliche Lage zeigen (Fig. 1, *C3*; 2, *B3*); sie erscheinen alsdann nur durch eine feine Linie, nie durch einen Zwischenraum vom Stamm abgegrenzt. Dieser unmittelbare Contact bleibt indessen nur kurze Zeit erhalten. Sobald das Blatt aus mehr als 2—3 Zellen besteht, beginnt in der Regel eine allmähliche Ablösung von der Oberfläche des Stammes, wobei gewöhnlich die Fiederblättchen, sofern solche bereits vorhanden

sind, in Folge ihrer Wachsthumsrichtung den Contact länger beibehalten als der Hauptstrahl. Zuletzt aber rücken auch diese vom Stamme hinweg und bleiben höchstens mit den inzwischen hervorgetretenen neuen Anlagen stellenweise in Berührung. In der Querschnittsansicht erscheinen dann die jüngsten Blätter von den nächstälteren der nämlichen Orthostiche bogenförmig umschlossen (Fig. 3 *A*).

In dritter Linie ist es eine ausnahmslose Regel, dass die obersten Blätter mit ihren Spitzen mindestens bis zum Niveau der neu entstehenden hinaufragen. Dadurch wird von vornherein die Vermuthung nahe gelegt, dass die letzteren in ähnlicher Weise unter dem Einfluss der älteren stehen, wie dies für die höheren Gewächse festgestellt ist. Auch spricht der oben erwähnte Contact zwischen den jungen Blättern und dem Stamm eher für als gegen diese Vermuthung; denn die Vorstellung, dass die von Blättern bedeckte Zone des Stammes an der Neubildung von Organen verhindert, die contactfreie dagegen hierzu befähigt sei, drängt sich so zu sagen von selbst auf. Nichtsdestoweniger verlangt diese Auffassung eine genaue Prüfung: es muss Schritt für Schritt untersucht werden, ob die hier obwaltenden, in mancher Hinsicht eigenthümlichen Contactverhältnisse den angenommenen Einfluss thatsächlich besitzen.

Prüfen wir zunächst, ob die Aufhebung des Contactes zwischen Stamm und Blatt in der That das Primäre und das Hervorsprossen neuer Anlagen an der frei gewordenen Stelle eine Folge davon sei, oder ob vielleicht umgekehrt die älteren Blätter erst durch den mechanischen Druck, den die neuen Sprossungen bewirken, nach aussen geschoben werden. Wäre das Letztere der Fall, so müsste nothwendig zwischen den jüngsten eben hervortretenden Blättern und den nächstälteren derselben Orthostiche immer eine unmittelbare Berührung stattfinden; die Beobachtung lehrt aber, dass diese Folgerung in manchen Fällen entschieden nicht zutrifft. So hat sich z. B. in Fig. 3 *A* das Blatt 2 mit seinem Hauptstrahl bereits vom Stamm abgelöst, während die darüber befindliche Anlage *6* sich eben erst hervorzuwölben beginnt. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass diese Anlage nachträglich, im Verlaufe ihres Wachsthums, den Contact mit dem bezeichneten Blatt vorübergehend herstellt, in ähnlicher Weise etwa, wie dies in Fig. 4 *A* und *B* für

die Blätter *2* und *6*, *3* und *7* dargestellt ist. Es verdient ferner Beachtung, dass an der Ursprungsstelle einer Anlage locale Wirkungen mechanischen Druckes, die man sich als kleine Einbuchtungen oder Krümmungen am unteren Blatt zu denken hätte, nie zu Stande kommen, während sie doch sonst überall hervortreten, wo junge Organe den Widerstand älterer zu überwinden haben. Endlich muss ich die Eingangs erwähnte Angabe der Autoren, wonach die Gliederzellen auf der Seite, welche dem Blatt die Entstehung giebt, von Anfang an höher sein sollen als auf der entgegengesetzten, dahin berichtigen, dass die fragliche Ungleichheit erst nach dem Aufhören des Contactes an der Bildungsstätte des anzulegenden Blattes bemerkbar ist. Von einer ursprünglichen Neigung der Wände nach verschiedenen, den Blattzeilen entsprechenden Seiten kann also nicht die Rede sein. An Stämmchen, deren oberste Anlagen und Blattspitzen von 1—2 Gliederzellen überragt werden (was allerdings nicht häufig vorkommt), kann man sich beim Drehen leicht überzeugen, dass diese obersten Glieder noch parallele Endflächen besitzen.

Gestützt auf diese Thatsachen, lässt sich das Zustandekommen der Spiralstellung in folgender Weise erklären. Es sei gegeben das Stadium Fig. 2 *A* und *B*. Die Blätter *1*—*4* umgeben den Stamm; Blatt *1* ist vierzellig und besitzt die Seitenstrahlen *a* und *b*; *3* und *4* sind noch unverzweigt, das letztere einzellig. Alle 4 Blätter, mit Ausnahme von *1*, liegen der Oberfläche des Stammes dicht an. Unter diesen Umständen ist leicht einzusehen, dass nur auf der Seite von *1* eine neue Ausstülpung sich bilden kann, und in der That zeigt die Längsansicht bereits Schiefstellung der Querwände und eine schwache Wölbung der Oberfläche. Etwas später wird sich das Blatt *2* ablösen und dadurch die Blattbildung an dieser Stelle ermöglichen. Weitere Querschnittsansichten, welche analoge Stadien darstellen und deshalb keiner besonderen Erklärung bedürfen, sind in Fig. 1 *A*, 3 *A* und 4 *D* abgebildet.

Es kann vorkommen, dass der Contact zwischen Stamm und Blatt zu spät aufgehoben wird, um schon der nächstfolgenden Gliederzelle Gelegenheit zur Ausstülpung zu geben. Diese Zelle bleibt alsdann blattlos und die Fortsetzung der Spirale kann erst von der nächstfolgenden übernommen werden. Geht auch

diese leer aus, so erfolgt die Neubildung eines Blattes in der zweitfolgenden u. s. w. So erklärt sich das Überspringen einzelner Glieder, wie man es bei *P. sertularioides* hin und wieder beobachtet, wie mir scheint auf befriedigende Weise. Ob freilich diese Erklärung auch für die extremen Fälle, wo die Zahl der sterilen Glieder bis auf 12 steigt[1]), noch zutrifft, muss ich dahingestellt lassen, da ich solche Fälle nie beobachtet habe und in den Mittheilungen Anderer hierüber keinerlei Anhaltspunkte finde.

Warum entsteht nun aber das erste Blatt am seitenständigen Zweig erst am 3. bis 5. Gliede und stets auf derselben Seite? Hierauf ist zunächst zu erwidern, dass der erste Theil der Frage sich auf Erscheinungen bezieht, welche zur mechanischen Theorie der Blattstellungen in keiner Beziehung stehen. Wir wissen ja überhaupt nicht, an welche Einzelbedingungen die Bildung seitlicher Anlagen geknüpft ist, und können daher auch nicht beurtheilen, warum eine Keimpflanze oder ein Seitenspross von *Polysiphonia,* ohne dass mechanische Hindernisse im Wege stehen, erst am soundsovielten Gliede Blattanlagen erzeugt. Solche Dinge liegen gänzlich ausserhalb der Tragweite meiner Theorie. Dagegen verlangt der zweite Theil der gestellten Frage, welche den Entstehungsort der ersten Anlage betrifft, allerdings etwelche Aufklärung, und dieser Anforderung hoffe ich durch folgende Betrachtung zu genügen. Es ist einleuchtend, dass bei einer Keimpflanze von *Polysiphonia*, wenn wir sie uns in senkrechter Stellung auf horizontaler Unterlage denken, von einer bestimmten Orientirung des ersten Blattes nicht die Rede sein kann, weil alle Punkte der Aussenfläche gleichwerthig sind. Die erste Blattanlage kann also mit gleicher Wahrscheinlichkeit nach Norden, oder nach Süden, oder nach irgend einer andern Himmelsgegend gerichtet sein. Stellen wir uns dagegen vor, unsere Keimpflanze entwickle sich unter Beibehaltung der lothrechten Stellung auf einer stark geneigten Fläche, so sind die verschiedenen Längslinien nicht mehr vollkommen gleichwerthig, sondern differiren in ähnlicher Weise wie z. B. bei Fichten an steilen Bergabhängen: der Stamm ist auf der Thalseite länger

[1]) Vgl. Kny, Über Axillarknospen bei Florideen, l. c., S. 9 des Separatabdruckes (S. 105 der Festschrift).

als auf der Bergseite. Da nun die Befähigung zur Blattbildung bei *Polysiphonia* ganz unzweifelhaft in irgend einer Weise von der Länge, bez. von der Zahl der vorhandenen Glieder abhängig ist, so lässt sich erwarten, dass das erste Blatt schief stehender Keimpflanzen der längsten Longitudinale entspreche. Dieselbe Beziehung wird aber auch bei Zweigstrahlen obwalten, welche von einem Mutterstamme ausgehen, und da hier die längste Seite bald dem Tragblatt, bald der Verbindungslinie zwischen Stamm und Tragblatt ungefähr gegenüber liegt[1]), so ist damit die Stellung des ersten Blattes am Zweige vorgezeichnet. In diesem Punkte stimmt die Theorie mit der Wirklichkeit vollständig überein. Nur in den seltenen, an *P. fibrillosa* beobachteten Fällen, wo nach Kny der Zweigstrahl zuweilen genau in die Mediane des Blattes fällt, vermag ich allerdings, da mir eigene Beobachtungen fehlen, den ausschlaggebenden Factor nicht anzugeben; ich vermuthe jedoch, dass eine genauere Untersuchung solcher Vorkommnisse (woran freilich ohne genügendes Material nicht gedacht werden kann) doch wohl eine kleine Abweichung von der Mediane ergeben würde.

Von den Polysiphonien, deren Blattdivergenz erheblich kleiner ist als $\frac{1}{4}$, lässt sich vom mechanischen Standpunkt aus von vornherein erwarten, dass auch die Dimensionen der jungen Anlagen entsprechend reducirt sein werden. Diese Schlussfolgerung habe ich an *Polysiphonia Brodiaei* (Dillw.), deren Blätter nach $\frac{1}{7}$ geordnet sind, geprüft und richtig befunden. Ich bemerke aber ausdrücklich, dass die Grössenreduction auf die jüngsten Stadien der Blattanlagen beschränkt ist; sobald die Blätter eine gewisse Länge erreicht haben oder sogar mehrzellig geworden sind, stimmt ihr Querdurchmesser ungefähr mit demjenigen der vierzeilig beblätterten Arten überein oder ist sogar noch etwas grösser. Die Contactbeziehungen, welche die Entwicklungsfolge der Anlagen bestimmen, habe ich leider nicht so genau untersuchen können, wie ich es gewünscht hätte, weil an den mir zu Gebote stehenden fertilen Exemplaren vegetative Stammspitzen (nämlich solche ohne Antheridien) ziemlich selten waren, so dass ich beim Präpariren nur mit vieler Geduld geeignete Stücke erhielt, die ich

[1]) Der Zweig wird bekanntlich von der Basalzelle des Blattes angelegt und ist in der Regel mehr oder weniger seitlich gegen dessen Mediane verschoben. Vgl. Magnus, Bot. Zeitg. 1872, S. 251, und Kny, l. c.

drehen und also auch aufrecht stellen konnte. Solche Stücke gewähren in der Scheitelansicht das Bild Fig. 7 *B*. Man sieht, dass die meisten älteren Blätter (*1*, *2*, *3* ...) sowohl unter sich als mit dem Stamm in unmittelbarer Berührung stehen; nur das älteste in unserer Figur, Blatt *0* nämlich, ebenso das demselben vorausgehende (in der Figur nicht gezeichnete), steht vollständig ausser Contact, und dementsprechend haben die frei gewordenen Stellen des Scheitels hier den nöthigen Spielraum, um neue Ausstülpungen zu bilden. Blatt *6* ist denn auch deutlich als kleiner Höcker vorhanden (vgl. Fig. 7 *A*); *7* kann folgen oder war vielleicht schon angedeutet, jedoch in den beobachteten Stellungen nicht sichtbar. Das ist die Lücke, die ich unausgefüllt lasse. Etwas später würde sich in gleicher Weise Blatt *1* abgehoben und für eine neue Anlage Raum geschaffen haben.

Von den übrigen Florideen mit spiralig gestellten Blättern ist *Chondriopsis* im Grunde schon aus den Abbildungen von Kny hinlänglich bekannt. Die Blattdivergenz ist hier $\frac{2}{7}$, also nur wenig von $\frac{1}{4}$ verschieden. Die Stammspitze mit ihren jugendlichen Blattanlagen erinnert durch ihre Formverhältnisse so sehr an *Polysiphonia*, dass auch bezüglich der Contactbeziehungen eine wesentliche Abweichung nicht wohl anzunehmen ist. Ich habe mich übrigens an Weingeistexemplaren, die ich Herrn Prof. Kny verdanke, direct überzeugt, dass die obersten Blätter mindestens bis zum Niveau der jüngsten Blattanlagen hinaufreichen und dass Blatt und Stamm eine Zeit lang in ähnlicher Weise mit einander in Berührung stehen und auf Schnitten an einander haften bleiben, wie bei *Polysiphonia*. Ich glaubte unter diesen Umständen darauf verzichten zu dürfen, die spätere Lostrennung der Blätter und das Hervorsprossen einer neuen Anlage an der frei gewordenen Stelle noch specieller in's Auge zu fassen. Untersuchungen dieser Art sind nämlich bei *Chondriopsis coerulescens* (Crouan) wegen der kraterförmigen Vertiefung am Scheitel mit fast unübersteiglichen Hindernissen verknüpft, und selbst die günstigste Art der Gattung, *Ch. tenuissima* (Good. et Woodw.), stellt die Geduld des Beobachters sehr auf die Probe.

Ebenso habe ich *Spyridia filamentosa* (Harvey) an Weingeistexemplaren, die mir Herr Prof. Cramer freundlichst übersandte, genauer untersucht. Die Kurztriebe (Blätter) sind hier nach $\frac{5}{13}$ gestellt und gewähren in der Scheitelregion, abgesehen von

der Kleinheit der Dimensionen, auf Querschnittsansichten so ziemlich dasselbe Bild, wie manche Stammspitzen von Phanerogamen. Ihre jüngsten Anlagen bilden nahezu quer zur Stammaxe gerichtete Ausstülpungen, die sich erst im Verlaufe ihrer weiteren Entwicklung bogenförmig nach oben krümmen (Fig. 5, *A—D*, Fig. 6). Da die Gliederzellen sehr kurz sind und jede eine Anlage erzeugt, so liegen die höckerförmigen Hervorragungen dicht übereinander; ihre Dreierzeilen bilden in gewissem Sinne Contactlinien. Unter solchen Verhältnissen kann es kaum noch einem Zweifel unterliegen, dass das Zustandekommen der Spirale den nämlichen Anschlussregeln unterworfen ist, wie bei den höheren Gewächsen. Um indess alle Bedenken zu beseitigen, hebe ich noch ausdrücklich hervor, dass die grössere Höhe der Gliederzellen auf der blatterzeugenden Seite offenbar erst die Folge, nicht die Ursache der beginnenden Hervorwölbung ist. Es kommt allerdings oft genug vor, dass selbst die oberste Gliederzelle, welche unmittelbar an die Scheitelzelle grenzt, geneigte Wände besitzt; dann aber reichen die Blattanlagen bis zu dieser Gliederzelle hinauf und die letztere zeigt zuweilen schon eine deutliche Ausstülpung. Solche Stadien lassen natürlich die hier zu beantwortende Frage unentschieden. Allein es giebt auch schlankere Stammspitzen, bei welchen die Erzeugung von Blattanlagen nicht soweit hinauf reicht und wo die obersten 2—3 Gliederzellen mit den Blättern der Scheitelregion in keinem Contact stehen (Fig. 6). In diesem Falle sind denn auch die Querwände jener Zellen noch genau parallel, und dieser Parallelismus wird erst gestört, wenn die Hervorwölbung zum Zwecke der Blattbildung ihren Anfang nimmt. Da nun aber die letztere sich nach den Contactverhältnissen richtet, so kann in der That die Neigung der Wände nur die Folge der beginnenden Ausstülpung sein.

Als letztes Beispiel führe ich noch *Acanthophora* an, bei welcher Gattung die Blätter ebenfalls deutlich spiralig gestellt und zunächst der Scheitelregion knospenartig zusammengedrängt sind. Das Aussehen der Stammspitze erinnert geradezu an manche Laubsprosse der Phanerogamen. Eine genauere Untersuchung der Contactverhältnisse konnte ich allerdings hier nicht anstellen, da mir bloss getrocknetes Material zur Verfügung stand, das für solche Fragen zu ungünstig ist; ich trage indessen kein

Bedenken, diese Alge vorläufig zu denjenigen zu rechnen, welche der Anschlusstheorie sich fügen.

Anhangsweise mögen endlich noch die Wurzelhaare der Moose erwähnt werden, denen H. Müller [Thurgau][1]) eine schraubenlinige Orientirung der schiefen Wände zuschreibt. Wäre diese Darstellung richtig, so hätten wir es hier unzweifelhaft mit einer Spiralstellung zu thun, auf welche meine Contacttheorie schlechterdings keine Anwendung finden könnte. Ich habe mich indessen überzeugt, dass die betreffende Angabe Müller's unrichtig ist, was übrigens schon aus seinen eigenen Zeichnungen hervorgeht. Die schiefen Wände sind in der That nicht spiralig, sondern regellos gestellt, und es kann höchstens zufällig einmal vorkommen, dass drei auf einander folgende ungefähr gleiche Divergenzen einhalten; aber ebenso habe ich wiederholt beobachtet, dass 3—4 successive Wände nahezu parallel oder alternirend nach rechts und links geneigt waren. Beides sind Ausnahmefälle; in der Regel lässt sich eine bestimmte Anordnung nicht erkennen. Als Beispiel, wie in einem concreten Falle diese Wände orientirt waren, mag die Horizontalprojection (Fig. 8) dienen, in welcher die Ziffern den höchsten Punkten der Wände am aufrecht gedachten Vorkeim und zugleich der Reihenfolge in acropetaler Richtung entsprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VI.

Fig. 1—4. *Polysiphonia sertularioides.*

Fig. 1 *A—D.* Eine abgeschnittene, unter dem Mikroskop drehbare Stammspitze in 4 verschiedenen Lagen.

A Querschnittsansicht. Der Stamm mit dem jüngsten Blatt (*4*) in der Mitte, die Blätter *0*, *1*, *2*, *3* an denselben angelehnt, die letzten zwei noch in unmittelbarem Contact mit der Aussenfläche des Stammes. Wie man an Blatt *1* sieht, bleiben die Seitenstrahlen länger mit dem Stamm in Berührung als der Hauptstrahl.

[1]) Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose. Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg, Bd. I, S. 475.

B Längsansicht der nämlichen Stammspitze, das Blatt *1* abgekehrt, *3* zugekehrt. Man sieht, dass Blatt *2* ungefähr das Niveau der Scheitelwölbung erreicht und auf seiner Innenseite mit dem Stamm in unmittelbarer Berührung steht.

C Das nämliche Stück um ca. 90^0 gedreht, so dass Blatt *3* nach rechts zu liegen kommt; man sieht, dass es seiner ganzen Länge nach den Stamm berührt.

D Dasselbe Stück, abermals um ca. 90^0 gedreht. Blatt *3* liegt jetzt unten, Blatt *1* mit seinen 2 Seitenstrahlen links.

Fig. 2 *A* u. *B*. Eine abgeschnittene Stammspitze in der Scheitel- und Längsansicht.

A Scheitelansicht mit den Blättern *1—4*; Blatt *1* mit 2 Seitenstrahlen, der Hauptstrahl vom Stamm abgelöst.

B Längsansicht mit den Blättern *1*, *3* u. *4*; Blatt *2* ist abgekehrt.

Fig. 3 *A* u. *B*. Eine ähnliche Stammspitze.

A Querschnittsansicht mit stark entwickelten Blättern. Man sieht 2 Seitenstrahlen des Blattes *0* (*0a* u. *0b*), dann Blatt *1* mit den Strahlen *a*, *b* und einem kleineren dritten, Blatt *2* mit 2 jungen Seitenstrahlen, von denen der ältere den Stamm berührt, endlich Blatt *3* u. *4* mit je einem Seitenstrahl, beide noch in Contact mit dem Stamm; *5* ist eine neue Anlage.

B Längsansicht der oberen Partie, um die Form und Stellung der Blattanlage *5* zu veranschaulichen.

Fig. 4 *A—D*. Eine etwas längere Stammspitze in vier verschiedenen Lagen.

A Längsansicht mit den Blättern *1—7*. Blatt *6* ist zugekehrt, *3* liegt rechts; das letztere hat sich abgelöst, berührt aber mit der Spitze die Anlage *7*.

B Dasselbe, um ca. 90^0 gedreht; Blatt *4* hat sich vom Stamme abgelöst.

C Dasselbe, abermals um ca. 90^0 in gleicher Richtung gedreht; Blatt *4* ist zugekehrt. Blatt *5* hat sich aussergewöhnlich frühzeitig vom Stamme abgehoben.

D Scheitelansicht im Niveau der Blätter *6* u. *7*.

Fig. 5—6. *Spyridia filamentosa.*

Fig. 5 *A—D*. Kurze Stammspitze in vier verschiedenen Lagen.

A Längsansicht mit den Blättern *1—5*; von den oberhalb 5 befindlichen Gliederzellen sind jedenfalls die oberen noch ringsum gleich hoch.

B Dasselbe, um ca. 90^0 gedreht.

C Dasselbe, abermals um 90^0 gedreht; Blatt *5* liegt nun links, Blatt *3* oben.

D Scheitelansicht im Niveau des Blattes *5*. Divergenz der Blätter ca. $^5/_{13}$.

Fig. 6. Eine andere Stammspitze mit mehreren jungen Blattanlagen.

Fig. 7 *A* u. *B*. *Polysiphonia Brodiaei.*

Fig. 7 *A* u. *B*. Kurze Stammspitze mit 7 Blättern, deren Divergenz ungefähr $^1/_7$ beträgt.

A Längsansicht mit den jüngsten Blättern *4*, *5* u. *6*.

B Scheitelansicht im Niveau des Blattes *6*. Alle Blätter mit Ausnahme von *0* sind unter sich und mit dem Stamme in Contact.

Fig. 8. *Moosrhizoiden.*

Fig. 8. Stellung der successiven Wände in einem Zweigvorkeim von *Barbula*. Die Ziffern bezeichnen die höchsten Punkte der schiefen Wände am aufrecht gedachten Vorkeim und zugleich die Reihenfolge von unten nach oben.

VI.

Zur Theorie der Blattstellungen.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1883, S. 741—773.

Hierzu Taf. VII.

Seit dem Erscheinen meiner Abhandlung über die Blattstellungen[1]) und der späteren hierauf bezüglichen Mittheilungen sind sowohl gegen einzelne Folgerungen und Deutungen, als auch gegen die Grundlagen der Theorie selbst Bedenken erhoben worden, welche mir Veranlassung geben, die streitigen Fragen hier nochmals zu beleuchten. Bei dieser Gelegenheit mag es zugleich gestattet sein, auf einzelne Punkte zurückzukommen, die zwar nicht bestritten, aber durch die Darstellungen neuerer Lehrbücher merklich verschoben worden sind. Ob solche Verschiebungen sich unter dem Einfluss der Spiraltheorie unbewusst eingeschlichen haben oder ob sie der Ausdruck einer selbstständigen, durch eigenes Studium gewonnenen Anschauung sind, will ich hier nicht untersuchen; im einen wie im andern Falle scheint mir eine nochmalige Besprechung der Gegensätze gleich nothwendig zu sein. Auf einzelne widersprechende Angaben ohne Tragweite lege ich indessen kein Gewicht; ich greife bloss diejenigen Momente heraus, welche von principieller Bedeutung sind und darum der Klarlegung vorzugsweise bedürfen.

I.

Der gegenseitige Druck der Organe und die seitlichen Verschiebungen.

C. de Candolle macht mir in seinen „Considérations sur l'étude de la phyllotaxie“[2]) (S. 27) den Vorwurf, ich habe für

[1]) Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

[2]) Zuerst veröffentlicht in den Archives des Sciences phys. et nat., 1881, t. V, dann mit einigen Änderungen als besondere Schrift unter gleichem Titel herausgegeben. (Im Verlage von H. Georg, Genf, Basel, Lyon 1881.)

das Vorhandensein des gegenseitigen Druckes zwischen den seitlichen Organen keinen directen Beweis erbracht, obschon dieser angebliche Druck die Grundlage meiner ganzen Theorie bilde. Er selbst bestreitet sowohl das Vorhandensein eines solchen Druckes wie die damit zusammenhängenden Divergenzänderungen, indem er S. 28 ausdrücklich erklärt: „nous ne voyons aucun indice de pressions ou de tractions résultant de l'accroissement lui-même, et capables de modifier les distances angulaires des insertions". Und auf S. 47 geht derselbe Autor bei seinen eigenen Untersuchungen von der Prämisse aus, dass die jungen Triebe sich strecken und verdicken, ohne dass hieraus ein mechanischer Druck oder Zug zwischen den verschiedenen Theilen entstehe und ohne dass die Winkelabstände zwischen den seitlichen Organen eine merkliche Änderung erfahren. De Candolle nimmt also in der That an, dass ein solcher Druck zwischen den jugendlichen Organen gar nicht vorhanden sei.

Hierauf habe ich zunächst zu erwidern, dass der gegenseitige Druck der Organe doch nur für denjenigen Theil meiner Blattstellungstheorie die Grundlage bildet, in welchem ausdrücklich von den Wirkungen desselben die Rede ist. Selbst die vorangestellten Verschiebungen kreisförmiger Organe, die ich allerdings als Druckwirkungen behandelt habe, sind im Grunde von der Annahme eines solchen mechanischen Momentes gänzlich unabhängig. Sie lassen sich ebenso leicht auf geometrischem Wege entwickeln, indem man die Kreise in der Richtung der Contactlinien sich einfach berühren lässt, ohne dabei an gegenseitigen Druck zu denken. Thatsächlich habe ich selbst die Maximal- und Minimaldivergenzen für die verschiedenen Reihen, desgleichen die Divergenzen für die rechtwinklige Kreuzung der Contactlinien, nach rein geometrischen Methoden berechnet, und seitdem hat Ed. Kerber[1]) für solche Berechnungen eine allgemeine Formel entwickelt, die von der Voraussetzung einer mechanischen Beeinflussung ebenfalls vollkommen unabhängig ist.

Die in den folgenden Abschnitten besprochenen Stellungsänderungen, z. B. diejenigen, welche durch allmähliches Kleinerwerden der Organe bedingt sind, gehören von vornherein nicht zu den Wirkungen des Druckes; nur nehme ich allerdings auch

[1]) Sitzungsberichte d. Berl. Akad. d. Wiss., Jahrg. 1882, S. 457.

hier an, dass neben den ausschlaggebenden Grössenverhältnissen ein gewisser Druck gleichzeitig mitspiele und dass letzterer jene wunderbare Regelmässigkeit herbeiführe, durch welche die Köpfchen der Compositen und Aggregaten, die Zapfen der Coniferen etc. sich auszeichnen.

Die Sache selbst betreffend, so glaubte ich wirklich nicht, dass die Annahme eines gegenseitigen Druckes, zumal bei Organen, die ein interstitienloses System bilden, wie z. B. die Zapfenschuppen von *Pinus*, die Früchte von *Ananassa, Helianthus* u. dgl. noch einer ausführlichen Begründung bedürfe. Ein kurzer Hinweis auf die eigenthümlichen Wachsthumsverhältnisse der Organsysteme schien mir vollständig zu genügen, um die als bekannt angenommene Thatsache auch gegenüber strengeren Anforderungen sicher zu stellen.

In dieser Erwartung bin ich nun freilich getäuscht; die Annahme eines gegenseitigen Druckes wird als eine blosse Hypothese bezeichnet. Es wird mir indessen nicht schwer fallen, den vermissten Beweis für die Richtigkeit meiner Prämisse nachträglich beizubringen. Zunächst sei daran erinnert, dass die Fruchtschuppen einjähriger Zapfen von *Pinus Pinaster* unregelmässige Rhomben bilden (Taf. VII, Fig. 3), deren Ecken gewöhnlich so orientirt sind, dass die beiden schärfern ungefähr der Querrichtung entsprechen. In diesem Stadium berühren sich die Fruchtschuppen des mittleren Theils in der Richtung der 5er, 8er und 13er Zeilen. Am ausgewachsenen Zapfen dagegen (Fig. 4) ist der Contact auf den 13er Zeilen unterbrochen und dafür derjenige der Dreierzeilen hergestellt. In diesen letzteren Zeilen stossen jetzt die oben erwähnten scharfen Ecken der Rhomben auf einander und erscheinen in Folge dessen mehr oder weniger abgestumpft; wo vorher eine scharfe Kante war, befindet sich also später eine Fläche. Soll nun eine solche Abstumpfung, die immer erst dann beginnt, wenn der entsprechende Contact eingetreten und stets mit allseitiger interstitienloser Berührung der Schuppen verbunden ist, etwa bloss auf einen idealen Bauplan hinweisen, in welchem solche Veränderungen schon vorgezeichnet sind? Ich meinerseits sehe darin die unzweideutigen Wirkungen des Druckes.

Zu derselben Auffassung drängen auch verschiedene andere Thatsachen. Erstlich die Neigung der Staubgefässe an den

Kätzchen von *Abies*, *Pinus* etc. Dieselben stehen nur in der Mitte rechtwinklig zur Längsaxe; nach der Spitze zu erscheinen sie mehr und mehr aufgerichtet, zunächst der Basis dagegen zurückgeschlagen. Im jugendlichen Zustande ist dieses Verhalten der Organe nicht einmal angedeutet, es kommt erst im Verlaufe der Entwicklung zu Stande. Ähnlich bei einjährigen *Pinus*-Zapfen. Folglich ist in solchen Fällen das Längenwachsthum an der Peripherie des Complexes stärker als in der Axe, womit natürlich auch der gegenseitige Druck und als Wirkung desselben der gewölbeähnliche Bau des ganzen Systems gegeben ist.

Zweitens die Wahrnehmung, dass Lücken, welche durch Verletzung oder Verkümmerung einzelner Organe in einem geschlossenen System entstehen, während des Wachsthums kleiner werden und sich endlich ganz oder theilweise schliessen; dass Organsysteme mit einseitig vorwiegender Entwicklung, wie sie namentlich die Fruchtstände der Magnolien hin und wieder darbieten, sich krümmen und zwar immer convex nach derjenigen Seite hin, auf welcher sich die seitlichen Glieder in gedrängterer Stellung befinden; dass überhaupt zwischen dem Complex der seitlichen Organe und dem zugehörigen Stamm häufig eine nachweisbare Gewebespannung besteht, wobei der erstere gedrückt, der letztere dagegen gedehnt wird.

Drittens die Erwägung, dass jene augenfälligen Drehungen des Stammes, welche stets in dem Sinne stattfinden, wie es die Veränderung des Winkels zwischen den Contactlinien nach mechanischen Principien mit sich bringt, ohne die Voraussetzung eines zur Wirkung gekommenen Widerstandes gegen Druck in der Richtung jener Contactlinien absolut unerklärt bleiben. Ich denke hierbei namentlich an die bekannten Torsionen bei *Pandanus* und *Cyperus*, sowie an die kleineren, welche die Fruchtstände von *Zinnia elegans* und andere von ähnlichem Bau erfahren.

Was sodann die seitlichen Verschiebungen betrifft, welche nach meiner Darlegung mit den Druckwirkungen verbunden sind, so kann ein Zweifel hierüber eigentlich gar nicht aufkommen, sobald man sich die Organe als Körper und nicht als mathematische Punkte vorstellt. Denn es ist doch klar, dass die Contactzeilen dieser körperlich gedachten Organe eine

Art Dachstuhl bilden, dessen Sparrenlängen entweder direct durch die Coordinationszahlen gegeben oder doch irgendwie davon abhängig sind. Dann muss aber auch jede Winkeländerung der Sparren im Allgemeinen eine kleine seitliche Verschiebung des Scheitels bewirken, welche nur unter ganz bestimmten Bedingungen Null werden kann. Ebenso ist es ganz unmöglich, dass der Übergang zu höheren Coordinationszahlen ohne Verschiebung stattfinde. Wir wissen ja, dass der Scheitel des Dachstuhls für unendlich hohe Ziffern der gegebenen Reihe stets die Lage einnimmt, welche dem irrationalen Grenzwerth entspricht, während er bei niedrig bezifferten Contactzeilen, z. B. bei Einern und Zweiern, mehr oder weniger nach rechts oder nach links davon abweicht. Daher die bekannten Annäherungen an $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$... $\frac{2}{7}$, $\frac{3}{11}$ u. s. w. Ein Übergang von einem Zustand zum andern ist folglich ohne Divergenzänderungen gar nicht denkbar.

Übrigens lässt sich die Verschiedenheit zwischen der Divergenz im Knospenzustande und derjenigen des letzten Contactstadiums durch directe Messung constatiren. Ich habe hierfür bereits in meinen „Blattstellungen" verschiedene Beispiele geliefert und füge hier noch zwei weitere bei.

1. Laubtriebe von *Abies Nordmanniana.* Divergenz in der Knospe annähernd $\frac{13}{34}$, die 34er Zeilen jedoch um eine Spur gedreht, die 13er etwa 35° gegen die Längsrichtung geneigt. Divergenz am Zweig $\frac{5}{13}$, die 13er Zeilen anscheinend genau longitudinal.

2. Laubtriebe von *Abies cephalonica.* In der Terminalknospe verlaufen die 55er Zeilen, am Zweige dagegen die 21er am genauesten longitudinal.

Um dergleichen Thatsachen zu erklären, kann man freilich auch zu der Annahme seine Zuflucht nehmen, dass der Stamm selbst sich activ gedreht und die seitlichen Organe mitgezogen habe. Allein abgesehen davon, dass ein solches Drehungsbestreben der Axen für geschlossene und normale Organsysteme nicht constatirt ist, müsste es im Fall des Vorhandenseins sich unabhängig von den Verschiebungsgesetzen äussern. Das hat aber bis jetzt Niemand beobachtet. Überdies wäre eine solche Torsion gar nicht denkbar, ohne dass die Organe derjenigen Contactzeilen, welche zur Torsionsrichtung antidrom sind, gegen

einander gedrückt würden. Ein solcher Druck soll aber nach C. de Candolle niemals vorhanden sein.

. Man ersieht hieraus, dass es nicht möglich ist, den Thatsachen gerecht zu werden, wenn man den gegenseitigen Druck der Organe in Abrede stellt.

II.

Die Bedeutung der Schimper-Braun'schen Divergenzenreihen.

Für die Schimper-Braun'sche Spiraltheorie bilden bekanntlich die Divergenzen der Hauptkette $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$ u. s. w. wie diejenigen der übrigen Reihen die angeblich durch Beobachtung gewonnene Grundlage der Darstellung, während schon die Gebrüder Bravais in den genannten Zahlen nur die successiven Näherungswerthe eines Kettenbruches erblickten, denen jedoch die bemerkenswerthe Eigenschaft zukommt, nach demselben Grenzwerthe zu convergiren, dem sich auch die entsprechenden Blattdivergenzen bei gedrängter Stellung der Organe mehr und mehr nähern. Es kann heute keinem Zweifel unterliegen, dass diese letztere Ansicht die richtige ist. Was wir sicher beobachten können, das sind in der That bloss die Coordinationszahlen der Schrägzeilen, während die Entscheidung darüber, ob irgend welche derselben an einem gegebenen Object Orthostichen geworden sind, in den meisten Fällen der nöthigen Sicherheit durchaus entbehrt; am häufigsten verläuft wohl kein System genau longitudinal.

Aber trotz dieser Sachlage bieten die genannten Näherungswerthe doch immerhin ein bequemes Mittel, die beobachteten Divergenzen wenigstens annähernd richtig zu bezeichnen. Darum habe ich selbst keinen Anstoss daran genommen, mich dieser Bezeichnungsweise gelegentlich zu bedienen, ohne jedesmal den principiellen Gegensatz zu betonen, welcher zwischen der Schimper-Braun'schen Auffassung und der meinigen besteht. Aber vielleicht habe ich dadurch manche Unklarheiten, die mir in den Darstellungen anderer Autoren begegnet sind, mitverschuldet. In diesem Falle hoffe ich wenigstens durch die folgenden Zeilen den begangenen Fehler wieder gut zu machen.

Vergegenwärtigen wir uns noch einmal die Divergenzen, welche starre, kreisförmige Organe durchlaufen, wenn der relative Durchmesser derselben — wie er durch das Verhältniss zum Stammumfang gegeben ist — durch das vorwiegende Dickenwachsthum des Systems sich allmählich verkleinert. Die einzelnen Organe beschreiben alsdann die bekannte Zickzacklinie, für welche in meinen „Blattstellungen“ die Maxima und Minima genau berechnet sind. Der wirkliche Verlauf dieser Bewegung im Raume, bezogen auf einen unbeweglichen Basalpunkt des Systems, kann an der Pflanze selbst natürlich nie nach dieser Basis hin, sondern immer nur scheitelwärts gerichtet sein, da es keine Organcomplexe giebt, wo die absoluten Längenabstände während der Entwicklung kleiner würden. Sobald man dagegen diesen Verschiebungsprocess mittelst Kugeln oder Cylindern von gegebener Grösse veranschaulicht, dann ist nothwendig mit jeder Vergrösserung des Umfanges ein Sinken der einzelnen Organe, d. h. eine Annäherung an die Basallinie des Systems verbunden. Für die graphische Darstellung ist es selbstredend gleichgültig, welche von diesen Bewegungen vorausgesetzt wird; es kommt bloss darauf an, die successiven Divergenzen mit gleichsinnig fortschreitenden Niveauveränderungen zu combiniren, da ohne diese letzteren eine sofort verständliche Veranschaulichung der oscillirenden Bewegung nicht möglich ist.

In unserer Construction (Fig. 1) ist der Ausgangspunkt der Verschiebung links oben und die Ausgangsdivergenz zu 180° angenommen, doch reichen die Curven wegen Mangel an Raum nur bis 154°. Die Coordinationszahlen der Contactlinien seien 1, 2, 3, 5, 8 Die Bewegung geht dann zunächst nach rechts bis zu derjenigen Verticalen, welche einer Divergenz von 128° 34′ entspricht. Hier findet ein Wechsel der Contactlinien statt, indem die Einerzeile ausscheidet und die Dreierzeilen hinzutreten. Nun rücken die Organe wieder nach links, bis die Divergenz von 142° 6′ erreicht ist, dann nach stattgefundenem zweiten Wechsel abermals nach rechts, u. s. w. In Wirklichkeit gehen diese Verschiebungen, die ein und dasselbe Organ im Verlaufe des Wachsthums erfährt, nicht leicht über einen oder zwei Wechsel hinaus; um jedoch den Vorgang vollständig zu überblicken, war es nothwendig, denselben bis zu den letzten Consequenzen zu verfolgen. Es ergab sich dabei, dass die Schwingungen nach rechts und nach links

allmählich kleiner und zuletzt Null werden; die Divergenz, welche diesem Endstadium entspricht, ist bekanntlich $= 137^0\ 30'\ 28''$.

Dieser nämliche Werth, als Bruchtheil des Umfanges ausgedrückt, lässt sich nun auch durch den bekannten Kettenbruch darstellen, dessen successive Näherungswerthe die Braun'sche Divergenzenreihe $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$ bilden. Es ist also richtig, dass die wirklichen Divergenzen, welche die Organe während ihrer Bewegung durchlaufen, nach demselben Endwerth konvergiren, wie die genannten Näherungswerthe. Damit ist aber auch die ganze Bedeutung dieser letztern mit Bezug auf die Blattstellungen vollständig erschöpft. Denn die Eigenschaft, dass der einzelne Näherungsbruch dem Endwerth der ganzen Reihe näher kommt als jeder andere aus kleineren Zahlen gebildete Bruch, ist rein mathematischer Natur und es geht daraus bloss hervor, dass die wirklichen Blattdivergenzen mittelst jener Brüche annähernd genau bezeichnet werden können. Die Vorstellung dagegen, als ob die Reihe $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$ u. s. w. eine morphologisch bedeutsame Scala bilde, nach der sich die Divergenzen vorzugsweise richten müssten, ist durchaus unhaltbar.

Es unterliegt keiner Schwierigkeit, die Richtigkeit des vorstehenden Satzes an der Hand unserer Figur im Einzelnen darzulegen. Während der Verschiebung von 180^0 bis zum ersten Wechsel werden natürlich alle Zwischenwerthe allmählich durchlaufen, also auch die Werthe $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$ u. s. w. Diese letztern Werthe haben jedoch keine irgend wie ausgezeichnete Bedeutung; es sind blosse Übergangswerthe wie alle andern, herausgegriffen unter unendlich vielen. Dieser erste Verschiebungsbogen, der von 180^0 bis $128^0\ 34'$ (nicht bis $\frac{1}{3} = 120^0$) reicht, ist überdies der einzige, auf welchem beispielsweise eine Divergenz von $\frac{2}{5}$ des Kreisumfanges vorkommen kann; auf jedem folgenden Bogen ist eine solche unmöglich. In der Natur kann jedes Stück des Verschiebungsbogens daran erkannt werden, dass Grundspirale und Zweierzeilen die wirksamen Contactlinien bilden, bezw. vor der Aufhebung des Contactes gebildet haben. Sobald statt dieser andere Contactlinien zur Wirkung kommen, etwa 2er und 3er oder 3er und 5er, so erreicht das mögliche Maximum bloss $142^0\ 6'$, nicht $\frac{2}{5} = 144^0$. Ebenso sinkt das Minimum der Divergenz, wenn die 3er und 5er oder die 5er und 8er Zeilen spielen, auf $135^0\ 55'$, aber nicht auf $\frac{3}{8} = 135^0$. Die Ecken unserer Zickzacklinie liegen überhaupt

stets innerhalb des Spielraums, welcher durch die Reihe der Näherungsbrüche bezeichnet wird. Trägt man also die letztern, wie es in unserer Figur geschehen, neben die nächstliegenden Grenzwerthe der Verschiebungscurve ein und verbindet sowohl die rechts wie die links liegenden Punkte je durch eine Bogenlinie, so verlaufen diese Linien (in der Figur durch „Näherungsbrüche" bezeichnet) durchgehends ausserhalb derjenigen, welche über die Ecken der Zickzacklinie gezogen sind. Es ist somit klar, dass den Näherungsbrüchen eine tiefere Bedeutung im Wechsel der Divergenzen nicht zukommt.

Die Beweiskraft dieser Darlegung ist übrigens keineswegs von der Voraussetzung abhängig, dass die Stellungsänderungen durch den gegenseitigen Druck bedingt seien. Man kann sie ebenso gut durch das allmähliche Kleinerwerden der Organe, ohne alle Druckwirkungen, eintreten lassen; nur ist es in diesem Falle nicht mehr ein und dasselbe Organ, welches alle möglichen Divergenzen durchläuft, sondern es sind die über einander liegenden Querzonen des Systems, welche die successiven Divergenzen unserer Zickzacklinie zur Anschauung bringen. In der graphischen Darstellung wird aber dadurch nichts geändert.

Erwägen wir jetzt weiter, dass die Gesetze, welche die Stellungsänderungen kreisförmiger Organe beherrschen, auch für alle übrigen Querschnittsformen Geltung haben, sofern dieselben symmetrisch und mit ihren grossen oder kleinen Axen longitudinal gestellt sind[1]), so leuchtet ein, dass die mannigfachen Formverschiedenheiten der Organe im Grossen und Ganzen keine Handhabe zur Abschwächung der oben aufgestellten Beziehungen bieten können. Nur die schief gestellten und unsymmetrischen Organe verlangen allerdings ein besonderes Studium, und es mag z. B. daran erinnert werden, dass $\frac{1}{3}$ Divergenz mit schief gestellten Ellipsen möglich, mit quer gestellten aber unmöglich ist.

Andererseits ist wohl zu beachten, dass die Verschiebungscurve unserer Figur sich auf Organsysteme bezieht, bei welchen der Contact dauernd nur in zwei Richtungen stattfindet; es ist mit anderen Worten ein Dachstuhl mit zwei Sparren vorausgesetzt. Sobald eine dritte Contactzeile hinzukommt, wie z. B. bei den Zapfen von *Pinus*, werden die Oscillationsweiten der Curve, wie

[1]) Man vergleiche meine „Theorie der Blattstellungen", S. 33.

ich früher gezeigt habe, erheblich kleiner, meist so klein, dass ihre Bestimmung durch directe Messung unmöglich wird. Folglich müssen in diesem Falle die Maximal- und Minimaldivergenzen nahezu übereinstimmen und somit in der Construktion nach derselben Seite hin von der dem Grenzwerthe entsprechenden Verticalen abweichen. Fallen sie auf die rechte Seite derselben, so ist die zu beobachtende Divergenz stets kleiner, als jener Grenzwerth, also z. B. annähernd 135—137°; fallen sie links, so ist dieselbe durchgehends grösser, also etwa 138—142°. Doch findet natürlich in beiden Fällen mit dem Vorrücken der Contactzeilen eine immer weiter gehende Annäherung an den Grenzwerth und zuletzt ein Zusammenfallen mit diesem statt. Von einem Hin- und Herspringen zwischen den Divergenzen $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$... kann jedoch unter solchen Voraussetzungen am allerwenigsten die Rede sein.

Sehr instructive Beispiele für das eben Gesagte liefern die Terminalknospen unserer Coniferen (*Picea excelsa, Pinus sylvestris* u. s. w.). Vermöge der sehr gedrängten Stellung zeigen hier die Blattanlagen eine mittlere Divergenz, die nur um ca. 3—9 Minuten von dem Grenzwerth abweicht. Am einjährigen Trieb dagegen beträgt diese Abweichung ca. 22—58 Minuten, ohne jedoch in den Zwischenstadien jemals einen erheblich höheren Werth zu erreichen oder nach der entgegengesetzten Seite hin umzuschlagen.

Was ferner die bemerkenswerthen Beziehungen anbelangt, welche bei rechtwinkliger Kreuzung der Contactlinien zwischen den Brüchen der Hauptkette und den wirklichen Divergenzen bestehen[1]), so können dieselben in unserer Frage keinen Ausschlag geben; sie rühren bloss von Zahlenverhältnissen her, denen eine morphologische Bedeutung nicht beizumessen ist. In der Berechnung der Divergenzen findet sich nämlich der Ausdruck $m^2 + n^2$, wobei m und n zwei successive Coordinationszahlen der Contactzeilen bedeuten. Es ist nun eine Eigenthümlichkeit der Reihe 1, 2, 3, 5, 8, dass die Summe der Quadrate je zweier Glieder gleich ist einem folgenden Gliede; also $2^2 + 3^2 = 13$, $3^2 + 5^2 = 34$, $5^2 + 8^2 = 89$, u. s. w. Diese zufällige Beziehung besteht für die übrigen Reihen nicht; hier ergiebt die rechtwinklige Kreuzung der Zeilen daher auch keine

[1]) Vgl. meine „Theorie der Blattstellungen", S. 18.

Divergenzen, welche durch einen Näherungsbruch bezeichnet werden könnten. Es handelt sich also wirklich nur um eine arithmetische Besonderheit der Hauptreihe.

Es erübrigt jetzt noch den Einwand zu berücksichtigen, warum denn die Divergenzen $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, die nach meiner Darlegung nur unter bestimmten, einschränkenden Bedingungen möglich sind, in der Natur so häufig vorkommen. Hierauf ist zunächst zu erwidern, dass Blattstellungen, welche mit ausgeprägter Kantenbildung am Stengel verknüpft sind (*Cyperaceen,* drei- oder mehrkantige *Cacteen* u. dgl. m.), einen besonderen Fall bilden, in welchem die Kantenbildung selbst einen unverkennbaren Einfluss übt. Wir beobachten z. B., dass die Divergenzen innerhalb derselben Pflanzenfamilie sofort andere werden, sobald die Blattbasen nicht durch vorspringende Rippen verbunden sind. So z. B. bei *Mamillaria* im Gegensatz zu *Cereus*, *Echinocactus* u. s. w. Es wäre zu untersuchen, ob vielleicht solche Rippen ursprünglich schief verlaufen und sich erst nachträglich aus mechanischen Gründen longitudinal stellen. Ähnliche Umstände können auch innerhalb der Blüthe zur Geltung kommen, sobald der Blüthenboden mehr oder weniger sternförmige Gestalt annimmt.

Bezüglich der Stellungen $\frac{2}{5}$ und $\frac{3}{8}$, welche ohne Kantenbildung zu Stande kommen, darf nicht übersehen werden, dass sich die aufgeführten Beispiele grösstentheils auf Laubsprosse beziehen, an denen voraussichtlich die Grundspirale und die Zweierzeilen die vor der Streckung wirksam gewesenen Contactlinien darstellen. Unter dieser Voraussetzung fallen beide Stellungen in den obersten Verschiebungsbogen unserer Zickzacklinie und sind daher theoretisch möglich. Dass aber die gegebenen Divergenzen wirklich genau $\frac{2}{5}$ oder $\frac{3}{8}$ betragen, lässt sich in den wenigsten Fällen beweisen. Streng genommen kann nur von einer Annäherung an diese einfachen Brüche durch nachträgliche Drehung die Rede sein; eine solche findet allerdings unzweifelhaft statt, da die Endknospe bekanntlich stets höhere Divergenzen aufweist; mir ist aber nicht bekannt, in welches Stadium der Entwicklung sie fällt. Es wäre ja denkbar, dass dergleichen Drehungen erst ziemlich spät durch die widerstandsfähigen Elemente der Blattspuren und der begleitenden Collenchymstränge bewirkt würden, indem die in der Längsrichtung zusammenhängenden Strangsympodien sich in Folge der Zugspannnug, der sie jedenfalls ausgesetzt

sind, möglichst longitudinal stellten, in ähnlicher Weise also, wie ich es oben für die vorspringenden Rippen angedeutet habe.

Alle diese Fragen sind offenbar zur Zeit keineswegs abgeschlossen; sie bedürfen durchaus einer näheren Untersuchung, welche die begleitenden Umstände während der in Rede stehenden Stellungsänderungen zu ermitteln haben wird. Soviel ist aber doch schon auf Grund der gegenwärtigen Kenntnisse einleuchtend, dass wir nicht nöthig haben, auf diesem Gebiete zu einer unfruchtbaren Zahlenmystik unsere Zuflucht zu nehmen.

III.

Warum gewisse Divergenzen am häufigsten vorkommen.

C. de Candolle erhebt in seiner wiederholt citirten Schrift gegen meine Theorie der Blattstellungen den weiteren Einwand, dass sie das Vorherrschen bestimmter Divergenzen in der Natur — es sind hier vor allem diejenigen der Schimper'schen Reihen gemeint — unerklärt lasse. Er sagt in der Anmerkung zu S. 49 wörtlich: L'auteur de cette théorie montre bien comment ces modifications dans l'arrangement primitif peuvent amener des transitions d'un angle de divergence à un autre; mais il n'explique pas pourquoi certaines divergences sont plus fréquentes que les autres.

Soweit sich diese Bemerkung auf die angenommene morphologische Bedeutung der Näherungsbrüche im Gegensatz zu andern zwischenliegenden Werthen bezieht, ist dieselbe bereits im Vorhergehenden hinlänglich beleuchtet. Hier soll bloss die andere Seite der Frage in Betracht gezogen werden: warum nämlich die Coordinationszahlen 1, 2, 3, 5, 8 und etwa noch diejenigen der nächstliegenden Reihen 1, 3, 4, 7 und 1, 4, 5, 9 neben den Wirtelstellungen am häufigsten vorkommen.

Ich habe diese Frage in meiner Arbeit allerdings nicht besonders erörtert; doch geht aus der ganzen Darstellung zur Genüge hervor, dass für das Zustandekommen einer bestimmten Stellung nicht bloss die relative Grösse der Organe, sondern jeweilen auch die Basis maassgebend ist, auf welcher das System sich aufbaut. Diese Basis ist in jedem concreten Falle gegeben. Sie besteht z. B. bei den primären Axen der Dicotylen aus zwei

opponirten Cotyledonen, bei den Axillarsprossen in der Regel aus zwei rechts und links stehenden Blättern nebst Tragblatt und Hauptstamm, und ähnlichen Verhältnissen begegnen wir auch bei den Monocotylen und Gymnospermen, überhaupt bei den sämmtlichen beblätterten Stammorganen. Wenn also nun im Anschluss an das vorhandene Fundament die folgenden Organe allmählich kleiner werden und dadurch die bekannten Stellungsänderungen herbeiführen, so bildet selbstverständlich die gegebene Basalstellung das Anfangsglied der Reihe, in welcher die Änderungen verlaufen, und es ist einleuchtend, dass dasselbe den Charakter der Reihe mitbestimmt. Auf diesen Zusammenhang habe ich schon in einer früheren Veröffentlichung[1]) hingewiesen, indem ich sagte: „diese Verkettung der Wachsthumsvorgänge erstreckt sich von den Cotyledonen bis zum letzten Carpell, mit dem der Spross seine Entwicklung abschliesst.“ Erst wenn die Reihe der Coordinationszahlen und damit der Rahmen für die Stellungsänderungen gegeben ist, lässt sich für bekannte Querschnittsformen aus der relativen Grösse der Organe berechnen, welche Glieder der Reihe die Contactlinien bezeichnen und unter welchem Winkel sich diese letzteren kreuzen. Sind z. B. die Organe kreisförmig und ist das Verhältniss zum Umfang des Systems = 1 : 20, so ergeben sich als Contactlinien

a) für die Reihe 1, 2, 3, 5 . . . die 13er und 21er mit einem Kreuzungswinkel von $67^0\ 22'$;
b) für die Reihe 1, 3, 4, 7 . . . die 11er und 18er mit einem Kreuzungswinkel von $83^0\ 29'$,

und die Divergenz auf der Grundspirale beträgt im ersten Falle annähernd $137^0\ 22'$, im letzteren dagegen $99^0\ 32'$. In analoger Weise lässt sich die Rechnung für jede beliebige Reihe ausführen. Daraus geht aber klar hervor, dass das relative Grössenverhältniss für sich allein nicht den Ausschlag giebt.

Zum Überfluss sei hier noch auf die Anschlussverhältnisse an einem Monocotylenspross (Fig. 2) hingewiesen. Als gegebene Basis figurirt die alternirend zweizeilige Stellung des Cotyledo (*o*) und der nächstfolgenden Blätter (*1*, *2*, *3*). Mit Nummer *4*

[1]) Über die Stellungsänderungen seitlicher Organe in Folge der allmählichen Abnahme ihrer Querschnittsgrösse. Verhandl. d. Naturf. Ges. in Basel, Jahrg. 1875, S. 308.

beginnt in unserer Figur die Stellungsänderung durch Kleinerwerden der Organe. Dabei ist es eine willkürliche Annahme, dass *4* rechts von *3* (statt links) zu liegen komme, und mit dieser Annahme hängt die Linksläufigkeit der nun folgenden Grundspirale zusammen. Alles Übrige dagegen ist mechanisch nothwendig. Man sieht, wie die Organe *4*—*8* sich auf der Einer- und Zweierzeile berühren, wie dann von *10* an der Contact auf der ersteren unterbrochen und zum Ersatz auf den Dreierzeilen hergestellt ist. Weiterhin, oberhalb *19*, hört die gegenseitige Berührung auf den Zweierzeilen auf, ist dagegen auf den Fünfern bereits eingetreten. Ganz oben stellen 5er und 8er die Contactlinien dar.

Die Übergänge von einer Stellung zur andern können natürlich nach dieser Methode, sofern man nicht über einen beliebig grossen Raum verfügt, niemals mit derselben Vollständigkeit wiedergegeben werden, wie bei der langsamen Verschiebung constanter Organe durch longitudinalen Druck. Aber abgesehen davon sind die Stellungsänderungen genau dieselben. In unserer Figur betragen z. B. die Divergenzen von *0*—*3* = 108°, von *4* bis *7* bei nahezu rechtwinkliger Kreuzung der 1er und 2er durchschnittlich ca. 140°, von *8*—*11* ca. 137°, von *12*—*17*, stellenweise mit Contact auf den 2er-, 3er- und 5er-Zeilen, ca. 142—143°, von *22*—*30*, mit Contact auf den 3er-, 5er- und 8er-Zeilen annähernd 136° 15′, weiter oben ca. 137° 20′. Die allmähliche Grössenabnahme der Organe führt uns also mit mechanischer Nothwendigkeit von der gegebenen Basis des Systems zur Reihe 1, 2, 3, 5, 8 und den dadurch vorgezeichneten Divergenzen. Da nun dieselbe Basis bei den jetzt lebenden Gewächsen, zumal bei Monocotylen, häufig vorkommt, so kann es nicht Wunder nehmen, dass auch die davon abhängigen Divergenzen zu den gewöhnlichsten gehören.

Mit gleicher Nothwendigkeit, wie die alternirend-zweizeilige Stellung, führt zweitens auch die decussirte Blattstellung, wie sie durch die beiden Cotyledonen dicotyler Keimpflanzen eingeleitet wird, unter gewissen Bedingungen zu der eben erwähnten Spiralstellung. Diese Bedingungen lassen sich allerdings nur beim Kleinerwerden der Organe, bei der Verschiebung gleich grosser durch den gegenseitigen Druck dagegen nicht verwirklichen. Im letzteren Falle gehen die gekreuzten Blattpaare stets

in gedrehte über, d. h. in das système bijugué nach Bravais, und dieser nämliche Übergang kann auch durch gleichmässige Grössenabnahme zu Stande kommen, wofür ja die Köpfe von *Dipsacus, Scabiosa* u. s. w. bekannte Beispiele liefern[1]). Sobald jedoch das eine Glied des Blattpaares erheblich kleiner ausfällt als das andere, so ist damit die regelrechte Decussation gestört; denn das kleinere Blatt steht alsdann um weniger als 180° vom grösseren ab und leitet dadurch die Spiralstellung ein. Dieselbe Wirkung haben auch Ungleichmässigkeiten anderer Art, wie z. B. eine schwache Convergenz der Cotyledonen nach der einen Seite des Stammes, ungenaue Kreuzung des anschliessenden Blattpaares u. dgl.

Beispiele für diese verschiedenartigen Bedingungen liefern die Laubstämme von *Helianthus multiflorus, Antirrhinum majus,* die Hochblattregion bei *Silphium perfoliatum* und *Zinnia elegans,* Keimpflanzen von *Helianthus annuus, Chrysanthemum carinatum, Solanum laciniatum* u. s. w. In all' diesen Fällen ist es wieder die Hauptreihe 1, 2, 3, 5 . . ., welche bei mässiger Abstufung der Grössen mit Nothwendigkeit aus der decussirten Stellung hervorgeht. Daher die überwiegende Häufigkeit dieser Reihe bei den Dicotylen. Es ist auch hier nicht die relative Grösse der Organe, welche hierbei den Ausschlag giebt, sondern die von der Natur gebotene Basis des Systems, in Verbindung mit den vorhin erwähnten Abweichungen von der absoluten Regelmässigkeit.

Damit sind indessen die Möglichkeiten für die Ableitung unserer Hauptreihe noch keineswegs erschöpft. Denn auch die Coniferen mit 3—8zähligem Cotyledonarquirl stellen schon an der Keimpflanze die gewöhnliche Spirale her, und zwar mit den verschiedensten Mitteln, die sich nicht mit wenigen Worten bezeichnen lassen[2]). Es mag daher genügen, hier bloss die bemerkenswerthe Thatsache hervorzuheben, dass bei diesen Keimpflanzen ungleiche Ausgangsstellungen und ungleiche Anschlüsse vorkommen, das Endresultat aber trotzdem mit seltenen Ausnahmen dasselbe ist. Die Erklärung liegt auch hier in dem Um-

[1]) Man vergleiche hierzu Taf. V, Fig. 33 meiner „Blattstellungen", wo der Übergang gekreuzter Blattpaare in gedrehte durch Kreise veranschaulicht ist.

[2]) Vgl. hierüber meine Mittheilung „über den Wechsel der Blattstellungen an Keimpflanzen von *Pinus*". Sitzungsber. des Bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, Jahrg. 1879; diese Sammlung, S. 89.

stand, dass kleine Abweichungen, wie sie gewöhnlich vorkommen, mit Nothwendigkeit zur Normalspirale führen, dass folglich besondere und darum seltenere Combinationen erforderlich sind, um die Divergenzen der übrigen Reihen herzustellen.

Sehen wir uns jetzt nach den Bedingungen um, durch welche die Spiralstellungen der Reihe 1, 3, 4, 7, 11 ... zu Stande kommen. Zunächst ist klar, dass jede Ausgangsstellung mit $\frac{1}{3}$ Divergenz ebenso leicht in dieses Geleise wie in das der Hauptreihe gebracht werden kann, sofern nur der ausschlaggebende Anstoss eine Verkleinerung der Divergenz (statt einer Vergrösserung), also eine Annäherung an $\frac{1}{4}$ bewirkt. Ein solcher Übergang von $\frac{1}{3}$ in Divergenzen, die zwischen $\frac{2}{7}$ und $\frac{3}{11}$ liegen, ist in Fig. 31 auf Taf. V meiner „Blattstellungen" dargestellt.

Eine zweite Ausgangsstellung, die unter Umständen zu den nämlichen Divergenzen führt, bilden die drei- und vierzähligen Quirle, deren gesetzmässiger Übergang in die $\frac{2}{7}$-Stellung (statt in gedrehte Quirle) auf S. 64—68 meiner Abhandlung eingehend geschildert ist. Hierzu bedarf es also keiner weiteren Erklärung. Ist aber die $\frac{2}{7}$-Divergenz einmal zu Stande gekommen, so findet das Vorrücken der Contactzeilen und die damit verbundene Stellungsänderung nach bekannten Gesetzen statt. Ich füge bloss noch bei, dass diese Gesetze sich allerdings nur auf kreisförmige oder doch symmetrische Organe beziehen, nicht aber auf schiefe Rechtecke, wie sie z. B. bei den Aroideen vorkommen. Da jedoch die Natur oft beiderlei Formen neben einander zur Entwicklung bringt, so ist die Erhaltung der Spiralstellung beim Kleinerwerden der Organe ebenso leicht möglich, wie der a. a. O. beschriebene Wechsel zwischen Spiral- und Quirlstellung.

Die alternirenden 3—4zähligen Quirle gehen übrigens nicht selten zuerst in gedrehte Quirle und dann erst in die bezeichnete Spiralstellung über. An einem *Dipsacus*-Kopf bildeten z. B. die unteren Hüllblätter solche viergliedrige Quirle, die sich in vier rechtsläufige und acht steilere linksläufige Schrägzeilen ordneten; eine der Achterzeilen hörte weiter oben auf, es blieben also noch 4er und 7er und die Divergenz war ungefähr $\frac{3}{11}$. In der Blüthenregion stiegen sodann die Coordinationszahlen auf 18 und 29.

Endlich sind auch hier die zahlreichen Fälle anzureihen, welche einen mehr individuellen Charakter tragen, wo also Unregelmässigkeiten der verschiedensten Art, für die es keine allgemeine Bezeichnung giebt, zu den Divergenzen der Reihe 1, 3, 4, 7 hinüber führen.

Es erscheint mir überflüssig, diese Betrachtungen noch weiter fortzusetzen und in ähnlicher Weise auch das Zustandekommen der Spiralstellungen aus den Reihen 1, 4, 5, 9, 1, 5, 6, 11, 17 oder 2, 5, 7, 12 u. s. w. zu erörtern. Es ist eben immer die schon an der Keimpflanze oder im Blattwinkel u. dgl. gebotene Basis, zuweilen in Verbindung mit besonderen, individuell ausgeprägten Anschlussformen, welche dem entsprechenden System seitlicher Organe gewissermaassen das Gepräge giebt; das relative Grössenverhältniss bedingt — bestimmte Querschnittsformen vorausgesetzt — bloss die Coordinationszahlen und Neigungswinkel der Contactzeilen innerhalb einer gegebenen Reihe, niemals diese Reihe selbst.

Die vorstehenden Ausführungen, durch welche, wie ich glaube, der von C. de Candolle erhobene Einwand vollständig entkräftet wird, enthalten durchaus keine wesentlich neuen Gesichtspunkte. Im Princip ergiebt sich das Gesagte ganz von selbst aus dem klar ausgesprochenen Grundgedanken meiner Theorie, die ich eben darum als Anschlusstheorie bezeichnet habe. Jeder Aufbau setzt doch irgend ein Fundament voraus, auf dem gebaut werden kann.

IV.

Geometrische und inductiv-botanische Betrachtungsweise.

In der Einleitung zum historischen Theil seiner „Considérations“ (S. 4) macht C. de Candolle die kritische Bemerkung, die Erforschung der morphologischen Gesetze sei nicht immer scharf genug von der Bestimmung rein geometrischer Bedingungen der Stellungsverhältnisse unterschieden worden. Das ist unzweifelhaft richtig, aber die Bemerkung trifft auch ihren Urheber. Der dritte Abschnitt seiner Schrift, welcher eine „Interprétation des faits naturels“ sein soll, ist im Wesentlichen

nur eine geometrische Studie. Statt von Beobachtungen auszugehen, die als sichere Grundlage dienen könnten, setzt der Verfasser an die Spitze seiner Betrachtungen die schon oben erwähnte rein theoretische Annahme, dass die jungen Triebe sich strecken und sich verdicken, ohne dass die Divergenzen der seitlichen Organe eine merkliche Änderung erfahren. In Übereinstimmung damit wird im Verlaufe der Darlegung stets nur mit mathematischen Punkten operirt, die sich natürlich bei den durch Wachsthum bedingten Stellungsänderungen weder drücken noch verschieben; sie bewegen sich also genau longitudinal.

C. de Candolle giebt nun aber doch zu, dass die wirklichen Organe sich im Jugendzustande wechselseitig berühren, wenn er auch das Vorhandensein eines damit verbundenen Druckes in Abrede stellt. Bleiben wir also bei der unbestrittenen Thatsache der Berührung. Dann ist immerhin so viel klar, dass die angenommene geradlinige Bewegung der Organe schlechterdings unmöglich ist. Man denke sich doch einen beliebigen Behälter mit Kugeln angefüllt, die sich nach Analogie der Parastichen in schiefe Flächen ordnen, und die Seitenwände des Behälters oder wenigstens eine derselben in der Art verschiebbar, dass eine Vergrösserung oder Verkleinerung des Querdurchmessers möglich ist. Die Kugeln, welche dem Boden nicht unmittelbar aufliegen, werden sich alsdann etwas heben oder senken, je nachdem der Behälter verengt oder erweitert wird. Es ist aber einleuchtend, dass sowohl Senkung als Hebung niemals in gerader lothrechter Linie stattfinden kann; denn die oberen Kugeln müssen ja stets auf den unteren gleiten und zwar meist auf etwas geneigten Flächen.

Genau dasselbe gilt nun offenbar, wie im Vorhergehenden gezeigt wurde, auch für die Blattanlagen. Sind auch die abwechselnd nach rechts und links gehenden Oscillationen in solchen Systemen, wo der Contact gleichzeitig und dauernd auf drei verschiedenen Schrägzeilen besteht, nur gering, so können sie doch nie ganz verschwinden. Und selbst wenn sie dies thäten, bliebe beim Vorrücken zu höher bezifferten Contactzeilen immer noch die allmähliche Annäherung der ursprünglichen Divergenz an den irrationalen Grenzwerth. Eine lothrechte Bewegung wäre also selbst in diesem Falle unmöglich.

Wenn wir also auch zugeben, dass C. de Candolle mit sehr einfachen Mitteln die Veränderungen erklärt, welche die Neigungswinkel der Schrägzeilen und das augenfällige Hervortreten neuer Combinationen betreffen, so ist es doch für die Pflanze eine mechanische Unmöglichkeit, diese nämlichen Mittel zur Anwendung zu bringen; darum geht sie andere und zwar naturgemässere Wege.

Ebenso unbegründet ist die weiterhin (S. 60) in Übereinstimmung mit Äusserungen anderer Autoren[1]) ausgesprochene Ansicht, dass kleine Divergenzen, beispielsweise zwischen $\frac{1}{7}$ und $\frac{1}{8}$, deshalb so selten vorkommen, weil sie eine zu rasche Organbildung voraussetzen, sofern nicht eine Seite des Stengels längere Zeit kahl bleiben soll. Die Vertreter dieser Ansicht stellen sich vor, dass die Pflanze ihre Blätter gleich von Anfang an auf der vorgezeichneten Grundspirale mit den betreffenden kleinen Divergenzen erzeuge. Ein solches Verhalten ist aber meines Wissens von Niemand beobachtet und kommt nach Allem, was ich gesehen, bei den Gefässpflanzen gar nicht vor. Divergenzen zwischen $\frac{1}{7}$ und $\frac{1}{8}$ folgen entweder auf 7—8zählige Quirle, an die sie sich regelrecht anschliessen, oder sie gehen durch Unregelmässigkeiten der verschiedensten Art aus beliebigen Quirl- oder Spiralstellungen hervor. Als Beispiele führe ich an:

1. Fruchtstand von *Arum maculatum*. Die Organe in 6er und 7er Schrägzeilen geordnet; Divergenz annähernd $\frac{2}{13}$. Den Anschluss an die Spatha vermitteln die Nummern 0 und 5—11 (nach der durch die Schrägzeilen vorgezeichneten Bezifferung); Nummer 1—4 fehlt.

2. Ähnlicher Fruchtstand von derselben Pflanze. Sehr deutliche 5er und 6er Zeilen mit nahezu rechtwinkliger Kreuzung. Divergenz annähernd $\frac{2}{11}$. Anschluss an die Spatha durch die Organe 0, 1, 5 und 7—10; Nummer 2—4 fehlt.

3. *Hedychium Gardnerianum*. Die drei obersten Laubblätter, die mit 1, 2 und 3 bezeichnet werden mögen, in normaler rechtsläufiger Spirale; das erste Hochblatt (4) oberhalb 2, das zweite (5)

[1]) Vgl. z. B. N. J. C. Müller, Handb. d. Bot. II, S. 259. Es wird hier beispielsweise von einer Pflanze mit der Divergenz $^1/_{100}$ gesagt, dass sie sehr schlecht wegkommen würde, denn „sie muss 50 Blätter bilden und ist dann noch auf einer Hälfte des Stammes blattlos.

in der Horizontalprojection nahezu gleichweit von 3 und 4 abstehend. Dann von Nummer 6—31 eine regelmässige Spiralstellung nach ca. $\frac{2}{7}$.

4. Blüthe von *Magnolia grandiflora*. Staubgefässe zunächst oberhalb der Corolle unregelmässig, weiter oben in gekreuzten 11er und 12er Zeilen; Divergenz also ca. $\frac{2}{23}$. Die anschliessenden Carpelle in nahezu rechtwinkligen 5er- und 8er-Zeilen mit Divergenzen von etwa 137°.

5. Kätzchen von *Picea excelsa*. Die stützenden Schuppen an der Basis in 5er- und 8er-Zeilen, also in normaler Spiralstellung; die Staubgefässe dagegen in 7er- und 8er-Zeilen, also mit Divergenzen von ca. $\frac{2}{15}$. Die 8er-Zeilen der Schuppen setzen sich ungestört nach oben fort, die weniger steilen 5er gehen in 7er über. — Daneben findet man auch Kätzchen, deren Staubgefässe in 11er- und 12er-Zeilen oder in 8er- und 9er-Zeilen stehen.

Von diesen fünf Fällen gehören die zwei ersten zu den unbestimmten Stellungsverhältnissen, welche bei sprungweiser Grössenabnahme der Organe zu Stande kommen[1]), die drei letzten zu den besonderen Stellungsänderungen, welche durch unregelmässige Anschlüsse herbeigeführt werden. Beiderlei Übergangsformen finden sich hin und wieder. Nirgends aber beobachtet man Spiralstellungen mit kleinen Divergenzen, die gleich mit dem Cotyledo oder dem ersten Blatt eines Axillarsprosses beginnen.

Auch die immer wiederkehrende Vorstellung, dass die Divergenzen der Hauptreihe 1, 2, 3, 5 eine für die möglichste Ausnutzung des Lichtes und Raumes zweckmässigere Vertheilung der Blätter mit sich bringen als alle andern, entbehrt jeder thatsächlichen Begründung. Ich vermag wenigstens nicht einzusehen, warum beispielsweise ein Stellungsverhältniss mit ungefähr rechtwinklig gekreuzten 3er- und 5er-Zeilen für die Lichtverwerthung günstiger sein soll als ein solches mit gleichgestellten 4er- und 7er- oder 4er- und 5er-Zeilen etc. Alle diese vermeintlichen Unterschiede existiren wirklich nur in der Idee.

Ähnliche Verwechslungen zwischen morphologischen Thatsachen und geometrischen Constructionen haben sich übrigens

[1]) Vgl. meine „Theorie der Blattstellungen", S. 75.

bei C. de Candolle auch in den historischen Theil seiner Darstellung eingeschlichen. Wenn z. B. auf S. 25 gesagt wird, dass Airy[1]) und Henslow[2]) die Art und Weise zu erforschen gesucht haben, wie die in der heutigen Pflanzenwelt vorherrschenden Stellungsverhältnisse im Verlaufe der geologischen Perioden entstanden sein müssen, so möchte ich dagegen geltend machen, dass in den citirten Veröffentlichungen Untersuchungen über diese Frage gar nicht enthalten sind, wohl aber Vermuthungen, welche die Autoren an ihre geometrischen oder mechanischen Betrachtungen anknüpfen, ohne sie irgendwie zu begründen. So zeigt z. B. Airy, dass Kugeln, welche nach $\frac{1}{2}$ Divergenz an einem Bande befestigt sind, durch longitudinalen Druck in Spiralstellungen übergehen, welche denen der Schimper'schen Hauptkette nahe kommen. Solche Übergänge sind in der That mechanisch möglich; allein es giebt ausserdem, wie oben gezeigt wurde, noch verschiedene andere Möglichkeiten, die in Rede stehenden Divergenzen herbeizuführen, und darum ist es nothwendig, in jedem gegebenen Falle durch Beobachtung zu entscheiden, welche von den Möglichkeiten zutrifft. Statt dessen hält sich Airy einfach an seine Mechanik und lässt ohne Weiteres alle Spiralstellungen der Hauptreihe durch longitudinalen Druck aus $\frac{1}{2}$ entstehen, während thatsächlich nicht ein einziger Fall constatirt ist, wo eine solche Umwandlung wirklich stattfände[3]).

Ähnlich verhält es sich mit den phylogenetischen Ansichten Henslow's, wonach die ursprünglichen Dicotylen vorwiegend opponirte Blätter hatten[4]) u. dgl. m. Das sind meines Erachtens keine „theoretical considerations", wie der Autor sie betitelt,

[1]) Proceedings of the Royal Society, t. 22, 1874.

[2]) Transactions of the Linnean Society, ser. 2, vol. I.

[3]) Auch bei *Aloë*, *Dracaena* und anderen Pflanzen mit gedrehten Zweierzeilen kann nur die Beobachtung entscheiden, ob diese Stellung schon in der Anlage gegeben oder nachträglich durch Verschiebung entstanden sei. In den mir bekannten Fällen ist das erstere anzunehmen.

[4]) Die betreffende Stelle lautet: „that opposite leaves were probably the original and normal state of the primogenitors of dicotyledonous angiosperms." Motivirt wird diese Ansicht namentlich durch den Hinweis auf die opponirten Samenlappen der Dicotylen, welche die ursprüngliche Stellung am längsten bewahrt haben sollen. Hiernach müsste man wohl den ersten urweltlichen Coniferen quirlständige Blätter zuschreiben.

sondern haltlose naturphilosophische Phantasien, die ja in der neueren Literatur wieder zur Blüthe zu kommen scheinen.

Was endlich die Aufstellungen Delpino's[1]) betrifft, welche in der historischen Reihenfolge den Schlussstein bilden, so geht dieser Autor von der Annahme aus, die Blätter seien endständige, nicht seitliche Organe; ein stammartiges oder axiles System sei überhaupt nicht vorhanden. Dem entsprechend werden die verschiedenen Stellungen durch Kugeln veranschaulicht, welche ohne gemeinsame Stütze oder Axe über einander zu liegen kommen. Es ist nun aber ausser Zweifel, dass die höheren Pflanzen eine Axe besitzen, um welche die seitlichen Organe sich ordnen; deshalb gewährt es für den Botaniker kein Interesse, den zwar sinnreichen, aber naturwidrigen Constructionen Delpino's nachzugehen. — Bezüglich der soeben erschienenen grösseren Abhandlung dieses Autors verweise ich auf das folgende Capitel.

Wer die Blattstellungen nach ihren causalen Verkettungen erforschen will, darf sich nicht auf willkürliche Constructionen verlassen, sondern muss die gegebenen Ausgangsstellungen und Anschlüsse an der Pflanze selbst beobachten. Er wird überdies gut thun, die räumlichen Beziehungen der Organe nicht durch Punkte, sondern im Einklang mit der Natur durch geschlossene Figuren zu veranschaulichen. Dann fallen die von C. de Candolle wieder aufgefrischten genetischen Linien mit ihren von Anbeginn constanten Divergenzen ganz von selbst dahin.

V.

Über Delpino's neue Theorie der Blattstellungen.

Das Manuscript zu der vorliegenden Mittheilung war bereits druckfertig, als ich von Herrn Delpino die in seiner „Nota preliminare" in Aussicht gestellte grössere Abhandlung erhielt. Es ist ein wohl ausgestattetes Buch von 345 Seiten, mit 4 Tabellen und 16 Tafeln[2]). Ein so umfangreiches Werk eingehend zu studiren, erfordert nun allerdings mehr Zeit, als mir bei diesem

[1]) Causa meccanica della fillotassi quincunciale. Nota preliminare. Genova 1880.

[2]) Federico Delpino, Teoria generale della fillotassi. Atti della R. università di Genova, Vol. IV, Parte II. 1883.

Anlass zu Gebote steht; doch wollte ich denselben nicht vorübergehen lassen, ohne dasselbe zu erwähnen und wenigstens diejenigen Stellen, welche gegen meine eigene Theorie gerichtet sind, einer kurzen Kritik zu unterziehen.

Delpino bemerkt zunächst (S. 158), dass die kreisförmigen oder elliptischen Organe, deren Verschiebungen den Ausgangspunkt meiner Theorie bilden, sich frei in der Ebene bewegen, während die an der Basis unauflösbar verketteten Blätter diese freie Beweglichkeit nicht besitzen. Dazu komme noch der Umstand, dass die Organe bei meinen Versuchen sich unbehindert nach den Seiten hin ausdehnen können; ich hätte doch jedenfalls von der Vorstellung ausgehen müssen, dieselben seien in geschlossene Cylinder- oder Kegelflächen, nicht in seitlich offene Parallelogramme geordnet.

Dass der letztere Einwand auf einem Missverständnis beruht, brauche ich wohl nicht erst darzulegen. Die einschlägigen Figuren meiner Abhandlung sind ja durchgehends als abgerollte Cylinderflächen, die Organsysteme folglich als wirkliche Cylinder gedacht. Das Parallelogramm, dessen ich mich zur Veranschaulichung des Verschiebungsvorganges mittelst Pappschachteln bedient habe, sollte bloss dazu dienen, die thatsächlich auf der Cylinderfläche zu beobachtenden Stellungsänderungen auf einem eben gelegten Stück derselben zur Anschauung zu bringen. Ich habe übrigens seitdem einen aus Kugeln bestehenden Apparat construirt, welcher die Form cylindrischer Organcomplexe besitzt und die in Rede stehenden Verschiebungen innerhalb gewisser Grenzen naturgetreu darzustellen gestattet.

Was sodann das anatomische Band betrifft, welches nach Delpino die freie Beweglichkeit der Blätter einschränkt, so stelle ich keineswegs in Abrede, dass das Vorhandensein desselben Widerstände mit sich bringt, welche der verschiebenden Kraft entgegenwirken. Aber diese Widerstände werden überwunden und die Verschiebung selbst geht, rasch oder langsam, stets denselben vorgezeichneten Weg.

Ein weiterer Einwand Delpino's, dass nämlich das relative Grössenverhältniss der Organe, worauf meine Theorie sich stütze, das Vorherrschen bestimmter Stellungsverhältnisse in der Natur nicht erkläre, fusst im Wesentlichen auf denselben Vorstellungen und Folgerungen, welche schon C. de Candolle irre geführt

haben. Er sagt S. 160: „Wenn die Anschauungen Schwendener's in diesem Punkte mit der Wirklichkeit übereinstimmten, so müssten die veschiedensten phyllotactischen Systeme in der Natur gleich häufig vertreten sein, wie die Stellungen der Hauptkette, die zugehörigen Doppelsysteme, sowie diejenigen der Reihe 1, 3, 4, 7 . . .[1]). Aber statt dessen welch' ein Unterschied! Auf tausend Stellungsverhältnisse, welche zu einem der drei eben genannten Systeme gehören, ist es ein Wunder, eines zu finden, das zu andern Systemen gehört Darum ist das Vorherrschen und die charakteristische Beständigkeit der bezeichneten Systeme mit den theoretischen Anschauungen Schwendener's unvereinbar". Diese Erwägungen erweisen sich jedoch, wie oben gezeigt wurde, als durchaus hinfällig, weil nach meiner Darstellung das relative Grössenverhältniss der Organe bloss die Stellung innerhalb einer gegebenen Reihe, nicht die Reihe selbst bedingt.

Mit besonderem Eifer, aber meines Erachtens mit schwachen Gründen, wendet sich dann Delpino gegen den schon von Hofmeister aufgestellten Satz, dass die Annahme einer genetischen Spirale auf einem Irrthum beruhe. Schon in der Vorrede (S. 6) nennt er das in diesem Satze ausgesprochene Ergebniss der Hofmeister'schen Untersuchungen ein „infelice resultato", welches geeignet sei, eine schon von A. Braun glänzend aufgehellte Frage wieder zu verdunkeln. Indem er sodann meine eigene Theorie kurz bespricht, schliesst er mit den Worten: „für uns genügt es, dass auch dieser Autor das Vorhandensein einer genetischen Spirale verneint, um seine Theorie zu verwerfen."

Um die Erwägungen zu verstehen, welche Delpino zu Gunsten der genetischen Spirale vorführt, ist es nothwendig, sich des Experimentes zu erinnern, welches derselbe schon in seiner vorläufigen Mittheilung beschrieben hat. Er brachte kleine Kugeln so mit einander in Verbindung, dass man in rechts- oder linksläufiger Spirale von der einen zur andern fortschreiten konnte. So entstand ein cylindrischer Körper, an welchem die Kugeln eine ganz analoge Anordnung zeigten, wie bei der Mehrzahl der Pflanzen die Blätter. Dieser Körper wird als „pila sferotassica" bezeichnet und gewissermaassen als das Urbild der spiraligen

[1]) Die Übersetzung ist hier nicht ganz wortgetreu, da die Bezeichnungsweise des Autors in diesem Zusammenhange unverständlich sein würde.

Blattstellungen angesehen. Auf diese Kugelsäule stützt sich auch die Ansicht des Verfassers bezüglich der genetischen Spirale. Er sagt auf S. 163: „die genetische Spirale kann nach unserem Dafürhalten weder mit Rücksicht auf die geometrisch-arithmetischen Beziehungen (wie im ersten Theile dieser Schrift bewiesen wurde), noch mit Rücksicht auf die mechanischen und thatsächlichen Verhältnisse geleugnet werden. Indem man die Kugelsäule construirt oder die Blätter der Artischocke verspeist, überzeugt man sich leicht von der absoluten Übereinstimmung, welche in dieser Hinsicht zwischen der Mechanik und der Wirklichkeit besteht. Es ist überflüssig zu bemerken, dass die Spirale, auf welcher man bei den genannten zwei Verrichtungen fortschreitet, aus Gründen der Zeitersparniss diejenige des kurzen Weges ist".

Ich kann aus dieser Beweisführung nur das Eine folgern, dass Delpino die Grundspirale im Sinne Braun's von der arithmetischen Einerzeile, welche bloss die Eigenschaft hat, alle Blattnummern in regelmässiger Folge zu verbinden, nicht zu unterscheiden weiss. Daher die wiederholte Betonung der geometrisch-arithmetischen Beziehungen, die doch für die vorliegende Frage gänzlich bedeutungslos sind; daher der wenig sagende Hinweis auf die „mechanischen Gründe", d. h. auf die Herstellung seiner Kugelsäule oder das Abblättern der Artischocke.

Zwar findet sich auf S. 262 eine Definition der wahren genetischen Linie im Gegensatz zur scheinbaren; die erstere soll sich dadurch kennzeichnen, dass sie wirklich die örtliche und zeitliche Reihenfolge angiebt, in welcher die seitlichen Organe entstehen, während die letztere als eine blosse geometrische Erscheinung bezeichnet wird. Wir wissen jedoch, dass die meisten Laubtriebe mit schraubenliniger Blattstellung die erwähnte Reihenfolge vollständig einhalten, ohne deshalb als Belege für das Vorhandensein einer genetischen Spirale im Sinne Braun's gelten zu können. Die citirte Definition liefert also nur einen Beweis mehr dafür, dass Delpino die Gegensätze, welche in diesem Betreff zwischen der Auffassung Braun's und derjenigen der neueren Autoren bestehen, unrichtig aufgefasst hat.

Im Weiteren führen die mechanischen Vorstellungen, welche sich für den Autor der neuen Theorie aus der Betrachtung der Kugelsäule ergeben haben, zu der schon oben angedeuteten Lehre, dass die Blätter nicht seitliche, sondern centrale und endständige

Organe seien, deren Basaltheile jedoch zu einer Scheinaxe oder einem Phyllopodium verbunden erscheinen (S. 174). Die Anaphytosen Gaudichaud's werden also wieder aufgefrischt. Da jedoch diese Lehre mit den Blattstellungen in keinem directen Zusammenhange steht, so verzichte ich darauf, hier näher darauf einzugehen.

Dagegen mag es gestattet sein, im Anschlusse an das Vorstehende auch den ersten Theil des Werkes, welcher den geometrisch-arithmetischen Beziehungen und der Eintheilung der phyllotactischen Systeme gewidmet ist, mit einigen Worten zu beleuchten. Dieser Theil verdient vor Allem die Anerkennung, dass er in mancher Hinsicht durchaus originell und mit grosser Sorgfalt durchgeführt ist. Nur geht meines Erachtens der Autor zu weit, wenn er in solchen Fragen, die nach der Natur der Dinge verschiedene Lösungen zulassen, die einzig richtige Beantwortung gefunden zu haben glaubt. Man kann bekanntlich die meisten Gegenstände und ebenso ihre wechselseitigen Beziehungen in sehr verschiedener Weise gruppiren und nach verschiedenen Gesichtspunkten vergleichen; warum nicht auch die Blattstellungen? Eine absolute Richtigkeit oder Unrichtigkeit ist auf diesem Gebiete von vornherein nicht zu erwarten, sondern nur eine grössere oder geringere Natürlichkeit in Bezug auf bestimmte Verhältnisse.

In den Augen Delpino's mag z. B. die Unterscheidung von krummlinig und geradlinig gereihten Blättern naturwidrig erscheinen, weil er selbst auf die Neigung der Reihen keinen Werth legt. Vom Standpunkt der Gebrüder Bravais aus betrachtet, war es dagegen consequent, diejenigen Stellungen, deren Divergenzen mit dem Kürzerwerden der Internodien sich allmählich dem Grenzwerth nähern, von den unveränderlichen der kantigen Cacteen u. dgl. zu trennen.

Nach diesen Vorbemerkungen wollen wir uns die neue Classification selbst etwas näher ansehen, indem wir die Stellungen der Hauptkette als die bekanntesten herausgreifen. Delpino unterscheidet die verschiedenen Erscheinungsformen oder Epifanien dieses Systems nach der Zahl der Reihen, welche die Organe bilden, ohne Rücksicht darauf, ob diese Reihen genau longitudinal oder bloss in steilen Schraubenlinien verlaufen. Ist eine einzige Reihe vorhanden, so ist dies die

Protofania des Systems; sind es zwei, so haben wir die *Deuterofania* vor Augen, bei dreien die *Tritofania*, bei fünfen die *Tetartofania*, bei acht die *Pemptofania*, u. s. f. nach den Gliedern der Hauptreihe. Für jede dieser Erscheinungsformen gilt ferner, nach Beobachtungen am Zapfen von *Pinus Pinea*, diejenige Stellung als normal, bei welcher die äquidistant gedachten Mittelpunkte der Organe in Quadraten stehen. Wir erhalten hiernach folgende Übersicht, in welcher ich die einzelnen Erscheinungsformen nach meiner Bezeichnungsweise charakterisirt habe.

Erscheinungsformen des Hauptsystems.

1. *Protofania*. Alle Blätter in einer Längsreihe. Wird für die Cormophyten nicht als Stellungsverhältniss der Blätter, wohl aber der Adventivwurzeln, Nebenwurzeln u. s. w. angenommen (S. 122).

2. *Deuterofania*. Alternirend zweizeilige Blätter in zwei Längsreihen. Die rechtsläufige Spirale kreuzt sich mit der linksläufigen unter 90^0. Divergenz $= \frac{1}{2}$.

3. *Tritofania*. Einer- und Zweierzeilen kreuzen sich rechtwinklig; Divergenz $= \frac{2}{5}$. Die Reihen, auf welche die Bezeichnung sich bezieht, sind die Dreierzeilen 1, 4, 7 . . ., 2, 5, 8 . . ., 3, 6, 9 . . ., welche in diesem Falle schief verlaufen und keine Contactlinien sind.

4. *Tetartofania*. Zweier- und Dreierzeilen kreuzen sich rechtwinklig; Divergenz $= \frac{5}{13}$. Bezeichnung der Stellung nach dem vierten Gliede der Hauptreihe, also nach den steilen Fünferzeilen, die auch hier keine Contactlinien sind.

5. *Pemptofania*. Dreier- und Fünferzeilen kreuzen sich rechtwinklig; Divergenz $= \frac{13}{34}$. Bezeichnung der Stellung nach dem fünften Gliede der Hauptreihe, d. h. nach den Achterzeilen.

In dieser Weise setzt sich die Reihe der Stellungen bis zu beliebig hohen Coordinationszahlen fort. Man sieht ohne Weiteres, dass diese sämmtlichen Erscheinungsformen nichts anderes sind, als die bei rechtwinkliger Kreuzung der Contactlinien entstehenden Systeme, deren Divergenzen durch die Näherungsbrüche $\frac{1}{2}, \frac{2}{5}, \frac{5}{13}, \frac{13}{34}, \frac{34}{89}$ u. s. w. gegeben sind[1]).

[1]) Vgl. meine „Blattstellungen", S. 18. — Die sechseckige Querschnittsform, welche Delpino für die geometrische Darstellung der Epifanien gewählt hat, ist

Als arithmetische Charakteristik der verschiedenen Epifanien sind diejenigen Glieder der Reihe gewählt, welche die am deutlichsten hervortretenden Schrägzeilen bezeichnen, und zwar der grösseren Bestimmtheit wegen immer deren vier. Die *Tritofania* ist beispielsweise mit 1, 1, 2, 3 charakterisirt, weil neben der Einerzeile des kurzen und des langen Weges die Zweier- und Dreierzeilen die augenfälligsten sind; desgleichen die *Tetartofania* mit 1, 2, 3, 5, die *Pemptofania* mit 2, 3, 5, 8 u. s. f.

Delpino führt sodann dieselbe Bezeichnungsweise auch für die conjugirten Systeme durch und erhält auf diese Weise die Protofanien, Deuterofanien, Tritofanien u. s. w. der zwei- oder mehrzähligen Quirle. Die decussirte Blattstellung erscheint z. B. als *Deuterofania* des verdoppelten Hauptsystems (sistema bijugato del principale), die alternirenden dreizähligen Quirle als *Deuterofania* des dreifachen Hauptsystems (sistema trijugo) u. s. w.

Neben dieser angeblich genetischen Eintheilung der Systeme findet sich auf S. 55 noch eine andere, alle Stellungsverhältnisse umfassende, welche ausschliesslich auf die Zahl der Längsreihen basirt ist. Diese letzteren brauchen übrigens auch hier keineswegs Orthostichen zu sein, sondern können mehr oder weniger von der Verticalen abweichen. Hiernach zerfallen die Blattstellungen, ohne Rücksicht auf die verschiedenen Systeme, in monostiche, distiche, tristiche, tetrastiche u. s. w. Als tetrastiche Stellungsverhältnisse figuriren beispielsweise: 1. vierzählige, nicht alternirende Quirle; 2. die Spiralstellung nach $\frac{3}{10}$ aus der Reihe 1, 3, 4, 7 . . ., wobei die Grundspirale und die Dreierzeilen die rechtwinklig gekreuzten Contactlinien bilden, während die für die Bezeichnung gewählten Viererzeilen als steile Schraubenlinien erscheinen; 3. die decussirte Blattstellung, bei welcher die vier Reihen wieder genau longitudinal verlaufen. In gleicher Weise sind als pentastiche Stellungen bezeichnet: 1. die *Protofania* der Reihe 1, 4, 5 . . ., mit schwach gedrehten Fünferzeilen, Divergenz $= \frac{4}{17}$; 2. die *Tetartofania* des Hauptsystems, mit ähnlich gestellten Fünferzeilen, Divergenz $= \frac{5}{13}$. Die nicht alternirenden fünfzähligen Quirle würden sich hier anschliessen; die $\frac{2}{5}$-Stellung dagegen ist unter die tristichen eingereiht.

hierbei ohne Bedeutung; er hätte ebenso gut Kreise anwenden können, deren Radius gleich einer halben Quadratseite.

Bei der vollständigen Aufzählung der Stellungen einer Classe, wobei die arithmetische Charakteristik zur Bezeichnung dient, sind auch die Systeme mit antidromer Grundspirale den homodromen beigesetzt. So entstehen Gruppirungen, die durch eine gewisse Zahlensymmetrie sich auszeichnen. Als Beispiel sei mit wenig veränderter Terminologie die 10. Classe aufgeführt. Ich bemerke nur, dass Delpino die Differenz zwischen dem ersten und zweiten Gliede der betreffenden recurrenten Reihe an die Spitze dieser Reihe stellt[1]).

Zehnte Classe: Decastiche Stellungsverhältnisse.

10, 0, 10, 10	Zehnfache *Protofania* des Hauptsystems.
8, 1, 9, 10	*Protofania* der Reihe 1, 9, 10 . . .
6, 2, 8, 10	Verdoppelte *Protofania* der Reihe 1, 4, 5 . . .
4, 3, 7, 10	*Protofania* der Reihe 3, 7, 10 . . .
2, 4, 6, 10	Verdoppelte *Tritofania* des Hauptsystems.
0, 5, 5, 10	Fünffache *Deuterofania* des Hauptsystems.
2, 4, 6, 10	Antidrome Systeme.
4, 3, 7, 10	
6, 2, 8, 10	
8, 1, 9, 10	
10, 0, 10, 10	

Man sieht, dass z. B. die Zahlen der vorletzten Verticalreihe von 10 bis auf 5 sinken und dann symmetrisch wieder auf 10 steigen.

Diese Beispiele genügen, um zu zeigen, dass die in Rede stehende Eintheilung eine rein arithmetische ist, welche auf die gesetzmässigen Stellungsänderungen am nämlichen Spross und die dadurch angedeuteten natürlichen Verkettungen keine Rück-

[1]) Diese Fortsetzung der recurrenten Reihen nach links mag für die Darstellungsweise des Autors gestattet sein, ist dagegen für die mechanische Betrachtung der Verschiebungen durchaus unzulässig. Ist z. B. die Reihe Delpino's 3, 2, 5, 7, 12 . . . gegeben, so findet das Vorrücken der Contactlinien nur dann in dieser Reihe statt, wenn die 2er und 5er (nicht die 3er und 2er) den ersten Dachstuhl bilden. Die zwei ersten Glieder der Reihe sind daher naturgemäss 2 und 5; die vorgesetzte 3 hat nicht die Bedeutung der übrigen Glieder. Ebenso bei den anderen Reihen. Der Vorwurf, dass die Gebrüder Bravais diese sämmtlichen Reihen so zu sagen decapitirt haben (S. 44), ist daher unbegründet.

sicht nimmt. Dagegen mag hier noch ausdrücklich bemerkt werden, dass Delpino die Divergenzen immerhin als veränderliche Grössen betrachtet und demgemäss die quadratische Stellung der Organe unter Umständen in eine rhombische übergehen lässt. Damit hofft er den Fehler, der ihm an der Braun'schen Eintheilung aufgefallen, vermieden zu haben, den Fehler nämlich, seine eigene Classification auf eine veränderliche Grösse zu basiren. Das ist ihm aber offenbar nicht gelungen; auch seine Epifanien sind beweglich. Der Blüthenkopf einer Sonnenblume, welcher ursprünglich nahezu rechtwinklige 13er- und 21er-Zeilen, später dagegen ähnlich gestellte 34er- und 55er-Zeilen aufweist, durchläuft z. B. nach der neuen Terminologie der Reihe nach die *Ogdofania*, *Ennatofania* und *Decatofania* des Hauptsystems, und ähnliche Verschiebungen kommen auch anderwärts häufig vor. Hierher gehörige Beispiele findet man auch bei Delpino selbst auf S. 154 ff. und an anderen Stellen. Damit soll indessen die relative Berechtigung der verschiedenen Epifanien nicht bestritten werden; ich wollte bloss darauf hinweisen, dass sie die theoretischen und practischen Vortheile, welche der Autor von ihnen erwartet, jedenfalls nur theilweise bieten können.

Dass die arithmetische Betrachtungsweise die eigentliche Bedeutung der recurrenten Reihen, wie z. B. 1, 3, 4, 7, 1, 4, 5, 9 u. s. w., obschon dieselben die regelmässigen Stellungsänderungen bei vorwiegendem Dickenwachsthum und ebenso beim Kleinerwerden der Organe vollständig beherrschen, so gut wie unberücksichtigt lässt, mag durch die Natur der leitenden Gesichtspunkte entschuldigt werden. Es ist nun einmal nicht möglich, bei irgend einer Eintheilung allen Rücksichten zu genügen. Ich will also nicht rechten mit dem Autor, wenn er die Stellungsverhältnisse der oben erwähnten Reihen sämmtlich als „sistemi fillotassici di seconda riga" zusammenstellt und in analoger Weise auch die Stellungen der Reihen 2, 5, 7 . . ., 2, 7, 9 . . ., 2, 9, 11 . . . u. s. w. in seiner terza riga vereinigt. Aber von dem Augenblick an, wo der Versuch gemacht wird, eine solche Eintheilung als mechanisch begründet hinzustellen, muss ich entschieden widersprechen. So etwas kann die Mechanik unmöglich leisten. Ich habe auch vergeblich nach einer Stelle gesucht, wo diese Frage nicht bloss berührt, sondern eingehend

erörtert wäre. Alle hierauf bezüglichen Ableitungen sind rein arithmetischer Natur.

Nach Delpino entsteht z. B. diejenige Spiralstellung der Reihe 1, 3, 4, 7 ..., welche rechtwinklig gekreuzte 3er- und 4er-Zeilen und demgemäss sieben steile Schraubenlinien zeigt (deuterofania del systema capo di seconda riga), aus der Spiralstellung nach $\frac{5}{13}$ (tetartofania del systema principale), indem die steilen 5er-Zeilen dieser letzteren ihre Zahl um zwei vermehren, und aus der achtreihigen Pemptofania des nämlichen Systems, indem eine der 8er-Zeilen verschwindet. In ähnlicher Weise werden durch Addition oder Subtraction auch die übrigen Systeme abgeleitet. Es handelt sich also im Wesentlichen um die bekannten Übergangsmodalitäten, welche die Brüder Bravais als „avortements de spires secondaires“ beschrieben haben; denn was nach einer Richtung als Avortement gelten mag, erscheint nach der entgegengesetzten als Dédoublement. (Vgl. meine „Blattstellungen“ S. 56.)

Die Auseinandersetzungen im zweiten und dritten Theil des Werkes, welche als mechanische bezeichnet sind, haben mich überhaupt wenig befriedigt. Schon die Vorbemerkung, mit welcher das siebente Capitel des zweiten Theils (S. 145) eingeleitet wird, dass nämlich die Entstehungsweise der Pemptofania, Ectofania etc. aus der Tetartofania des Hauptsystems — also nach meiner Bezeichnungsweise das Vorrücken der Contactlinien — in den bisherigen Veröffentlichungen nur ungenügend erklärt sei, halte ich für gänzlich ungerechtfertigt. Meines Erachtens ist die Stelle S. 77 in der Abhandlung der Gebrüder Bravais, welche Delpino selbst citirt, in dieser Hinsicht vollkommen klar, und es beruht auf einem offenbaren Missverständniss, wenn die Ausdrücke „diminuez la distance verticale des feuilles“ oder „en surbaissant encore les mérithalles“ so gedeutet werden, als ob hier ein Kürzerwerden der einzelnen Internodien, d. h. eine Contraction derselben gemeint sei. Dasselbe gilt von dem einschlägigen Paragraphen der Naumann'schen Abhandlung über den Quincunx (S. 28), in welchem die „eminenten oder vorherrschenden Strophen“ auf analytischem Wege bestimmt sind. Ebenso hat C. de Candolle in seiner oben citirten Schrift die in Rede stehenden Übergänge, soweit es sich bloss um die Epifanien Delpino's handelt, in durchaus befriedigender Weise erklärt. Für diesen Zweck ist

die geometrische Betrachtungsweise der genannten Autoren auch vollkommen ausreichend; es bedarf keiner Mechanik. Endlich glaube ich selbst den mechanischen Verlauf des Vorrückens der Contactlinien innerhalb der gegebenen Reihe mit mathematischer Bestimmtheit klar gelegt zu haben; ich wäre daher meinem Opponenten sehr verbunden, wenn er die schwachen Punkte, die er auch in meiner Darstellung gefunden haben will, näher bezeichnen wollte.

Die selbstständigen Darlegungen Delpino's betreffend, so habe ich bereits angedeutet, dass die von ihm construirte Kugelsäule (*pila sferotassica*) als das eigentliche Fundament seiner Theorie erscheint. Nach diesem Aggregat von Kugeln ohne gemeinsame Stütze, an welchem die Divergenz auf der Grundspirale 131° 48′ 39″ beträgt, soll die Blattbildung der höheren Gewächse sich richten. „Mit dem einfachen Experiment dieser Kugelsäule — so schliesst der Autor sein erstes Capitel auf S. 127 — betrachten wir das mechanische Grundproblem der Blattstellung als gelöst, da diese Säule ein vollkommenes Gleichgewicht darstellt.“ Man erfährt indessen nicht, was hier unter Gleichgewicht zu verstehen sei. Im strengeren Sinne des Wortes besteht überhaupt in einem solchen System mit ungleich geneigten Schrägzeilen gar kein Gleichgewicht. Es verhält sich genau so wie ein Dachstuhl mit ungleichen Sparren, dessen Giebel bekanntlich immer etwas seitlich, nach dem längeren Sparren zu verschoben wird, sobald die Widerlager oder die Sparren selbst gleichmässig nachgeben. Nur wenn alle Theile der Construction absolut starr und unverrückbar sind, unterbleibt diese Verschiebung; dann besteht also gewissermaassen Gleichgewicht. Ein solches Gleichgewicht ist aber in jedem beliebigen Organsystem möglich, welches auch die Neigung der Reihen sein mag; es bezeichnet einfach den Zustand der Unveränderlichkeit, der selbstverständlich für die Mechanik der Verschiebungsvorgänge nicht in Betracht kommt.

Ebenso giebt auch die Art und Weise, wie das phyllotactische Gleichgewicht gestört und dann wieder hergestellt werden soll, zu mancherlei Bedenken Veranlassung. Eine Störung müsse offenbar immer eintreten, so heisst es S. 136, sobald die Organe in transversaler Richtung stärker oder weniger stark wachsen als in longitudinaler. Das ist jedoch entschieden unrichtig. Alternirende Quirle, die wir uns durch Kreise dargestellt denken wollen, be-

halten doch jedenfalls ihr Gleichgewicht bei, auch wenn diese Kreise in noch so excentrische horizontale oder verticale Ellipsen übergehen, und es liegt kein Grund vor, für Spiralsysteme — sofern überhaupt hier von Gleichgewicht die Rede sein kann — etwas Anderes anzunehmen. Thatsächlich ist denn auch das Wachsthum, welches Delpino in den hierauf bezüglichen Abbildungen (Taf. VIII, Fig. 53—56) darstellt, ein in schiefer Richtung vorwiegendes, und dass hierdurch Drehungen zu Stande kommen, leuchtet allerdings ein. Man begreift aber nicht recht, wie ein Organsystem dazu kommen soll, sich beispielsweise erst durch ein stärkeres Wachsthum in linksschiefer Richtung aus der ursprünglichen Gleichgewichtslage heraus zu drehen, um dieselbe dann nachträglich durch rechtsschiefes Wachsthum wiederherzustellen.

Die Annahme eines in schraubenliniger Richtung vorwiegenden Wachsthums steht überdies mit den Thatsachen im Widerspruch; denn die Querschnittsform der Organe ist bekanntlich mit Bezug auf die Längsrichtung in der grossen Mehrzahl der Fälle symmetrisch, und selbst die scheinbar unzweideutigsten Abweichungen erklären sich häufig durch blosse Abplattungen in Folge des Druckes. Darum ist nach meinem Dafürhalten jeder Versuch, eine allgemeine Theorie der Blattstellungen auf solche Wachsthumsvorgänge zu basiren, von vornherein als verfehlt zu betrachten. Vollends verwerflich aber ist die Anwendung dieser Lehre, selbst wenn sie begründet wäre, auf die zweizeilige Blattstellung an den seitlichen Auszweigungen mancher Bäume, wie z. B. der Ulmen, Kastanien etc., deren Hauptaxen schraubenlinige Anordnung zeigen. Hier nimmt Delpino für die sämmtlichen Triebe ursprünglich Spiralstellung an; an den aufrechten bleibt diese Stellung zeitlebens erhalten, an den Seitenzweigen dagegen geht sie, seiner Angabe zufolge, durch eine starke Torsion in die zweizeilige über (S. 140). Umgekehrt sollen bei einigen Arten von *Aloë* Divergenzen von 180° durch Drehung in die kleineren der Spiralstellung verwandelt werden. Man weiss jedoch, dass alle diese vermeintlichen Drehungen in Wirklichkeit gar nicht vorkommen, da die beobachtete Stellungsänderung schon mit dem ersten Sichtbarwerden der Organe gegeben ist.

Durch die Kugelsäule soll auch erklärt werden, was angeblich alle bisherigen Theorien unerklärt gelassen, nämlich das Vor-

herrschen des Hauptsystems in der Natur; denn sie weist uns ja darauf hin, dass diese Herrschaft „nur eine unabwendbare und nothwendige Folge des möglichst besten mechanischen Gleichgewichts ist" (S. 161).

Diese Beispiele mögen genügen, um die Mechanik zu charakterisiren, auf welche die neue Theorie sich stützt. Die ferner liegenden morphologischen Fragen, welche der Autor nebenbei, sowie namentlich im dritten Theil des Buches behandelt, lasse ich hier unberührt.

VI.

Über Spiralstellungen bei Florideen.

Unter diesem Titel habe ich vor Kurzem eine kleine Mittheilung veröffentlicht[1], in welcher ich gezeigt zu haben glaube, dass auch die Spiralstellungen der Florideen durch Contactverhältnisse bedingt sind, welche trotz ihrer Eigenartigkeit die gleiche mechanische Rolle spielen, wie bei den höheren Gewächsen. Dieses Ergebniss schien mir einstweilen, so lange nicht widersprechende Thatsachen bekannt geworden, die Schlussfolgerung zu rechtfertigen, dass überhaupt schraubenlinige Stellungen ohne entsprechenden Contact im Pflanzenreich gar nicht vorkommen. Dabei rechnete ich die zweizeilige Anordnung der Blätter nur theilweise zu den Contactstellungen; ein anderer Theil lag offenbar ausserhalb der Tragweite meiner Theorie, da die Anlagen sich niemals berühren. Hier musste also die Verzweigungsebene durch äussere Kräfte, wie Schwerkraft, Licht u. dgl. bedingt sein.

Seitdem ist eine grössere Arbeit von Berthold[2] erschienen, welche namentlich über den eben angedeuteten Einfluss des Lichtes wichtige Beobachtungen enthält, daneben aber auch die schraubenlinigen Stellungsverhältnisse der Florideen behandelt und hierbei meiner Auffassung in einigen nicht unwesentlichen Punkten widerspricht. Ich benutze daher diesen Anlass, um die streitigen Punkte hier nochmals zu erörtern.

Berthold giebt zunächst zu, dass Stammspitzen, deren

[1]) Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., April 1880; diese Sammlung, S. 93.

[2]) Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb., Bd. XIII, S. 569.

blatterzeugende Gliederzellen weit auseinander liegen, keine constanten Divergenzen zeigen. Er sagt S. 654 wörtlich: „Wie schon bei *Polysiphonia variegata* auseinandergesetzt, ist auch bei *Polysiphonia sertularioides* die anscheinend constante Divergenz rein secundär erzeugt und fehlt am Scheitel durchaus, wenn die jungen Blätter nicht in ganz gleichen Intervallen angelegt werden.“ Das ist allerdings mehr, als ich selbst für nöthig halte. Ich verlange für das Zustandekommen einer regelmässigen Spiralstellung bloss Contact und dieser ist möglich, auch wenn gelegentlich zwei bis vier Gliederzellen keine Blätter erzeugen. Aber immerhin stimmen wir in der Hauptsache überein, darin nämlich, dass constante Divergenzen an der Stammspitze nicht vorkommen, wenn die jungen Anlagen allzuweit von einander abstehen.

Berthold will nun aber beobachtet haben (a. a. O., S. 649 und 654), dass auch diese ursprünglich ungleichen Divergenzen durch nachträgliche Verschiebung ebenso constant (d. h. einander gleich) werden, wie diejenigen der gewöhnlichen Spiralstellung, und darin kann ich ihm nicht beistimmen. Ich habe an seinem eigenen Material, das er mir freundlichst zur Verfügung gestellt, ältere Stämme genug beobachtet, an welchen Divergenzen von ca. $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$ und selbst von 0 ohne alle Regelmässigkeit auf einander folgten, und es schien mir kein Grund für die Annahme vorhanden zu sein, dass hier nennenswerthe Stellungsänderungen jemals stattgefunden haben. Die Divergenzen waren voraussichtlich von Anfang an ungleich und sind es geblieben. Die kleine Drehung des Stammes, auf welche die nach oben etwas schief gestellten Längsreihen der peripherischen Zellen hindeuten, kann hierbei nicht in Betracht kommen, da sie ja doch nur wenige Grade pro Internodium ausmachen würde. Übrigens bezieht sich diese ganze Controverse auf Vorgänge, die mit meiner Anschlusstheorie in keinem Zusammenhange stehen.

Viel wichtiger ist ein zweiter Punkt, welcher das Verhalten der blattbildenden Gliederzellen betrifft. Mit Rücksicht hierauf tritt Berthold der schon früher von Cramer und Kny ausgesprochenen Ansicht bei, wonach die obere Querwand solcher Gliederzellen gleich ursprünglich nach der Seite hin aufgerichtet sein soll, welche dem Entstehungsort des anzulegenden Blattes entspricht: „Denn — so sagt er auf S. 654 — bei *Polysiphonia*

variegata z. B. ist, wie schon früher erwähnt, die fertile Gliederzelle sogleich doppelt so gross wie die sterilen und die Wand unzweifelhaft etwas aufgerichtet.“ Die Figuren 12, 13 und 14 seiner Tafel XX sollen hierfür die Belege liefern.

Ich vermag indessen nicht einzusehen, dass diese Figuren für oder gegen irgend etwas beweisen. Zwar erscheint hier eine bestimmte Gliederzelle durch Form und Grösse ausgezeichnet; allein wer sagt uns, ob in diesem Stadium die neue Anlage vielleicht schon vorhanden ist und gerade durch ihr Vorhandensein das Volumen der Zelle vergrössert und die Wand aufgerichtet hat, oder ob wir den Beginn der Blattbildung auf eine spätere Zeit zu verlegen haben. Berthold nimmt natürlich das Letztere an, ich dagegen das Erstere; wer hat nun Recht? Meines Erachtens ist es unmöglich, die Frage an Individuen mit unregelmässiger Blattbildung, wie die in Rede stehenden, zu entscheiden; denn bei jeder Gliederzelle, die man als blatterzeugende erkennt, würde sich immer wieder dieselbe Verschiedenheit in der Deutung geltend machen. Dagegen gelangt man, wie ich glaube, sicher zum Ziele, wenn man die Beobachtungen an Exemplaren vornimmt, die ausnahmslos an jedem Gliede ein Blatt tragen, und auch unter diesen die günstigsten auswählt. Als solche sind diejenigen zu bezeichnen, deren drei bis vier oberste Gliederzellen noch keinerlei Andeutungen seitlicher Organe zeigen. Hier muss sich nothwendig entscheiden lassen, ob die Querwände zwischen den Gliedern ursprünglich parallel oder nicht parallel sind. Sind sie parallel, wie ich an *Spyridia* sicher beobachten konnte, so leuchtet ein, dass die Aufrichtung der Wand eine nachträgliche Erscheinung ist, deren Gleichzeitigkeit mit der Blattbildung zugleich auf ihre Abhängigkeit von dieser hinweist. Das Gegentheil ist mir niemals vorgekommen, aus den Abbildungen und Beschreibungen Anderer auch nicht wahrscheinlich geworden. So lange also meine Opponenten nicht bessere Belege für ihre Auffassung beibringen, habe ich keinen Grund, die meinige preiszugeben.

Die weitere Angabe Berthold's, dass die Grösse der Divergenz von der Zahl der sterilen Glieder zwischen je zwei Blättern abhängig sei, soll den von ihm angenommenen Causalnexus bei der Blattbildung begründen und erläutern. Er sagt S. 649: „Ich fand die Divergenz, wenn zwei sterile Internodien

eingeschoben waren, nach Schätzung unter dem Mikroskop ungefähr gleich 60°, bei 4—6 eingeschobenen sterilen Gliedern betrug sie ca. 90°, bei 12—14 sterilen Gliedern ca. 120°, bei 18 sterilen Gliedern schätzte ich ungefähr 140°, bei 23 sogar fast 180° Divergenz zwischen zwei aufeinander folgenden Blättern." Wäre dies Alles richtig, so müssten hier freilich ganz andere ortbestimmende Einflüsse angenommen werden, als sie durch die Annahme von Contactwirkungen gegeben sind. Allein so bestimmt diese Aussagen auch klingen, — ich kann sie nicht bestätigen. Nach einer sorgfältigen Musterung des Berthold'schen Alkoholmaterials, wobei ich eine Anzahl von Stammspitzen, die ich drehen konnte, bezüglich der vorkommenden Divergenzen genau studirt und aufgenommen habe, bin ich zu dem Ergebniss gelangt, dass die Zahl der eingeschobenen sterilen Glieder irgend einen bestimmbaren Einfluss auf die Divergenzen nicht ausübt, auch dann nicht, wenn dieselben wegen spärlicher Blattbildung unregelmässig ausfallen.

Divergenzen von $\frac{1}{4}$ des Umfanges sind z. B. bei *P. variegata* constatirt worden für die folgenden Zahlen eingeschobener blattloser Gliederzellen: 0, 1, 2, 3, 4, 5; 6, 8, 13, 15; desgleichen bei *P. sertularioides* für die Zahlen 0, 1, 2, 3, 4, 5. Andererseits kommen aber auch Divergenzen von ca. $\frac{1}{2}$ des Umfangs bei den verschiedensten Längen der Internodien vor. Bei dieser Sachlage ist es doch ganz unmöglich, die Berthold'sche Regel als zutreffend anzuerkennen.

Endlich bemerke ich noch, dass der von Berthold (a. a. O., S. 653) in Abrede gestellte Contact zwischen den jungen Anlagen unzweifelhaft besteht, jedoch an armblätterigen Stammspitzen mit zahlreichen Axillarknospen, die oft bis zum Scheitel hinaufreichen, anscheinend etwas früher als sonst wieder aufgehoben wird. Übrigens ist mir keineswegs genau bekannt, wie sich die Anschlussverhältnisse an solchen Exemplaren gestalten. Das Studium derselben wird nämlich durch die Länge der Internodien (gewöhnlich 4—5 sterile Zellen) so sehr erschwert, dass man diese spärlich beblätterten Formen gern bei Seite legt, sobald günstigeres Material zur Verfügung steht. Nach meinen Erfahrungen ist es durchaus nothwendig, die fraglichen Contactbeziehungen an etwa 3—6blättrigen, aber möglichst kurzen Stammspitzen zu studiren, die man unter dem Mikroskop auf-

richten und drehen kann. Das ist natürlich bei den früher von mir untersuchten Formen viel leichter als bei den oben erwähnten; darum habe ich mein Augenmerk vorzugsweise auf jene gerichtet.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VII.

Fig. 1. Verschiebungscurve für die Hauptreihe 1, 2, 3, 5, 8 ... Der oberste Bogen der Zickzacklinie, welcher sich nach rechts bis 128^0 34' erstreckt, ist in der Richtung nach links bis 180^0 verlängert zu denken; ebenso die mit „Näherungsbrüche" bezeichnete Curve der linken Seite und die benachbarte punktirte, welche die Ecken der Zickzacklinie verbindet. Man sieht, dass diese letztere Curve mit der entsprechenden auf der rechten Seite einen schmäleren Spielraum begrenzt, als die beiden Curven der Näherungsbrüche. — Die punktirte Linie in der Mitte der Figur entspricht den Divergenzen bei rechtwinkliger Kreuzung der Contactzeilen; sie geht demnach von $^2/_5 = 144^0$ auf dem obersten Bogen nach $^5/_{13}$ auf dem zweiten, dann weiter über $^{13}/_{34}$, $^{34}/_{89}$, $^{89}/_{233}$ u. s. w. nach dem Grenzwerth.

Fig. 2. Schematische Darstellung des Überganges von der alternirend zweizeiligen Stellung in die Spiralstellungen der Hauptreihe, herbeigeführt durch Kleinerwerden der Organe.

Fig. 3. Stellung der Fruchtschuppen am einjährigen Zapfen von *Pinus Pinaster*, ca. zweimal vergrössert. Es besteht Contact auf den 5er-, 8er- und 13er-Zeilen.

Fig. 4. Stellung der Fruchtschuppen am ausgewachsenen Zapfen von *P. Pinaster*. Die 3er sind Contactzeilen geworden; die 13er sind es nicht mehr.

VII.

Über Scheitelwachsthum und Blattstellungen.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1885, S. 921—937.

Hierzu Taf. VIII.

Über die Zelltheilungen, welche das Scheitelwachsthum der Gefässpflanzen charakterisiren, sind in neuerer Zeit verschiedene Abhandlungen erschienen, welche zum Theil mit meinen früheren Angaben „über Scheitelwachsthum mit mehreren Scheitelzellen"[1]) im Widerspruch stehen und direct oder indirect auch die Schlussfolgerungen berühren, die ich in meiner Theorie der Blattstellungen in Bezug auf die Anlegung der seitlichen Organe gezogen habe[2]). Von diesen Veröffentlichungen seien hier bloss die Arbeiten von H. Dingler[3]) und P. Korschelt[4]) erwähnt, welche beide für die Ansicht eintreten, der Phanerogamenscheitel wachse mit einer einzigen Scheitelzelle. Der erstgenannte Autor bringt zugleich, dem Ideengang Nägeli's folgend, die obersten Blattanlagen mit den von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmenten in einen bestimmten Zusammenhang, dessen Vorhandensein ich bestreite. Sodann hat G. Berthold bezüglich meiner Auffassung der Spiralstellungen bei Florideen sich in der Erwiderung auf meine Kritik[5]) der einschlägigen Darlegung in seinen Beiträgen zur Morphologie und Physiologie

[1]) Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1879; diese Sammlung, Bd. II.

[2]) Theorie der Blattstellungen, S. 87—93 (1878).

[3]) Hermann Dingler, Über das Scheitelwachsthum des Gymnospermen-Stammes, 1882.

[4]) Paul Korschelt, Zur Frage über das Scheitelwachsthum bei den Phanerogamen. Pringsheim's Jahrb., Bd. XV.

[5]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1883, S. 769; diese Sammlung, S. 138.

der Meeresalgen[1]) abermals dahin ausgesprochen[2]), dass bei den Florideen unzweifelhaft Spiralstellungen vorkommen, welche nicht durch Contactwirkungen bedingt sein können. Alle diese Controversen habe ich in letzter Zeit nochmals sorgfältig geprüft, und die folgenden Mittheilungen sollen darthun, dass ich keine Veranlassung habe, meine früher ausgesprochene Ansicht zurück zu nehmen.

1. Das Scheitelwachsthum.

Das Vorkommen von vier Scheitelzellen in den von mir untersuchten Wurzeln der Marattiaceen betrachte ich als eine wohl constatirte Thatsache, die keinen Zweifel gestattet. Die Präparate, auf die ich mich stütze, waren so klar, das Gewebe überdies so grosszellig, dass mir ein Irrthum in der Deutung ausgeschlossen erscheint. Auch bemerke ich ausdrücklich, dass ich neuerdings wieder einige Medianschnitte (durch die Wurzel von *Marattia Verschaffelti)* beobachtet habe, welche mit den in meiner früheren Veröffentlichung[3]) abgebildeten durchaus übereinstimmten. Ob ausnahmsweise auch andere Theilungen stattfinden, mag dahingestellt bleiben; ich betone aber, dass ich im Ganzen eine ziemliche Anzahl von mehr oder weniger gelungenen Schnitten gemustert habe, ohne auch nur einen zu finden, der entschieden auf ein abweichendes Scheitelwachsthum hingewiesen hätte. Nach meiner Überzeugung liegt also hier eine unabweisbare Thatsache vor, neben welcher die von Dingler geäusserten „theoretischen" Bedenken nicht aufkommen können.

Aus einer in neuester Zeit erschienenen Abhandlung von F. O. Bower[4]) geht ferner hervor, dass ganz ähnliche Wachsthumsvorgänge, charakterisirt durch zwei neben einander liegende Scheitelzellen im Medianschnitt, auch bei den Osmundaceen vorkommen. Ich wüsste wenigstens nicht, welche andere Deutung man den vom Autor beigegebenen Abbildungen (deren Richtigkeit vorausgesetzt) noch geben könnte.

[1]) Pringsheim's Jahrb., Bd. XIII (1882).

[2]) Bot. Zeitg. 1883, S. 729.

[3]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1882, S. 183; diese Sammlung, Bd. II.

[4]) On the Apex of the Root in *Osmunda* and *Todea*. Quarterly Journal of microscopical science, vol. XXV, New Ser., p. 75 (1885).

Was sodann die Gymnospermen betrifft, so hat der Beobachter hier allerdings grössere Schwierigkeiten zu überwinden. Die Zellen der Scheitelkuppe sind nämlich erheblich kleiner als bei *Marattia* oder *Angiopteris* und ihre Gruppirung lässt die erwarteten gemeinsamen Züge häufig genug gar nicht erkennen. Man ist also immer auf diejenigen Präparate angewiesen, die irgend ein Zellnetz und einige Hauptwände desselben sicher zu zeichnen gestatten. Wenn nun Dingler und Korschelt vorzugsweise nach dreiseitigen Scheitelzellen gesucht und solche auch gefunden und abgebildet haben, so bin ich natürlich nicht in der Lage, die Richtigkeit ihrer Angaben für die concreten Fälle, auf die sie zunächst Bezug haben, zu bestreiten; denn die Dinge, um die es sich handelt, lassen sich nur am Präparat, nicht an der Zeichnung controliren. Ich glaube aber dieselbe Rücksichtnahme auch für meine eigenen Angaben, soweit sie sich auf bestimmte Beobachtungen beziehen, beanspruchen zu dürfen.

Bleiben wir also einen Augenblick bei der Annahme stehen, die verschiedenen Beobachtungen über die Art des Scheitelwachsthums seien alle gleich zuverlässig und die entsprechenden Zellgruppirungen kommen sämmtlich mehr oder weniger häufig vor. Dann würde sich als allgemeine Schlussfolgerung doch nur ergeben, dass das Scheitelwachsthum der Gymnospermen — und der Phanerogamen überhaupt — nicht immer in derselben Weise stattfindet und wohl auch am nämlichen Spross nach Zeit und Umständen variirt. Die dreiseitige Scheitelzelle würde also in unregelmässigem Wechsel bald durch eine vierseitige, bald durch eine Mehrzahl von Scheitelzellen ersetzt.

Wenn Dingler[1]) gegen die Annahme von Tetraden, ganz abgesehen von den abweichenden Beobachtungen, in Übereinstimmung mit Nägeli noch den theoretischen Einwand erhebt, dass die Kante zwischen den sich berührenden opponirten Zellen nicht wachsen dürfe, da ja sonst die beiden anderen ihren Charakter als Scheitelzellen verlieren müssten, so kann ich die Berechtigung einer solchen Betrachtungsweise nicht anerkennen. Ich denke mir die vier Scheitelzellen vollkommen gleichwerthig, und wenn sich zeitweise zwei derselben in einer Kante, statt in

[1]) A. a. O. S. 15.

einem Punkte berühren, so ist das nach meiner Auffassung bloss eine Folge der kleinen Unregelmässigkeiten, die bei keinem Wachsthumsprocess ganz ausbleiben. Eine solche Kante entsteht zufällig und verlängert sich eine Zeit lang oder nimmt abwechselnd ab und zu, um endlich wieder zu verschwinden und durch eine andere ersetzt zu werden, welche dann ähnliche Wandlungen durchläuft. Hin und wieder mag es auch vorkommen, dass die entstandene Kante wirklich zu lang wird und die beiden etwas zurückgebliebenen Scheitelzellen für immer auf die Seite drängt; dann ändert sich eben die Physiognomie der Scheitelkuppe und mit ihr die Art des Scheitelwachsthums. Ich gestehe, dass ich heute mehr als früher geneigt bin, solche Verschiebungen als möglich zu betrachten.

Um mich indessen nicht bloss auf allgemeine Erwägungen, wie die vorstehenden, beschränken zu müssen, habe ich die in Rede stehende Frage einer abermaligen Prüfung unterzogen und dabei mein Augenmerk vorzugsweise auf die Laubsprosse der Gymnospermen gerichtet, weil ich bei diesen am ehesten einen stationären Zustand zu finden hoffte. Blosse Erstarkungsstadien, wie sie vielleicht bei Keimpflanzen und ganz jungen Trieben vorkommen, wollte ich diesmal bei der Wahl der Objecte möglichst ausschliessen.

Bei diesen Untersuchungen sind mir nun ebenfalls einige wenige Scheitelkuppen mit dreiseitiger Scheitelzelle zu Gesicht gekommen und auch die zwei bis drei jüngsten Segmente waren noch deutlich zu erkennen. Allein solche Vorkommnisse waren bei diesen Laubtrieben doch äusserst selten und bildeten nur einen kleinen Bruchtheil der beobachteten Wachsthumsmodalitäten. Die Mehrzahl der Stammspitzen zeigte in der Scheitelansicht ein durchaus abweichendes Zellnetz, mit dessen Hauptwänden die Annahme einer dreiseitigen Scheitelzelle absolut unvereinbar war. Nach dieser negativen Seite ist für mich die Frage entschieden: die dreiseitige Scheitelzelle ist für die Laubsprosse der Gymnospermen eine Ausnahme, nicht die Regel.

Fragt man nun aber, welches denn das positive Ergebniss, die herrschende Regel für die fraglichen Wachsthumsvorgänge sei, so wage ich kaum noch, hierauf eine bestimmte Antwort zu geben. Die vier kreuzweis gestellten Zellen der Scheitelregion

und die zugehörigen, durch stärkere Wände begrenzten Quadranten habe ich auch bei diesen Untersuchungen wiederholt und auch relativ ziemlich häufig gesehen; ich halte es deshalb heute noch für mehr als wahrscheinlich, dass dieselben, so lange sie ihre Stellung beibehalten, als gleichwerthige Scheitelzellen fungiren. Dagegen ist es mir zweifelhaft geworden, ob irgend ein Wachsthumsmodus für eine bestimmte Pflanze oder auch nur für einen bestimmten Spross als constant zu betrachten sei. Die Erfahrung lehrt nämlich, dass Zweigspitzen, die von demselben Exemplar stammen, sich in Bezug auf die Gruppirung der Zellen in der Scheitelregion zum Theil auffallend verschieden verhalten. Liegt da nicht die Vermuthung nahe, dass solche Verschiedenheiten vielleicht auch im Entwicklungsgange des nämlichen Sprosses successive zur Geltung kommen? Einzelne Scheitelansichten schienen mir ziemlich deutlich zu Gunsten dieser Annahme zu sprechen.

Das Vorkommen von vier Scheitelzellen betrachte ich also nach wie vor auch für die Gymnospermen als erwiesen; aber für die unbegrenzte Dauer einer solchen Gruppirung möchte ich ebenso wenig einstehen, als für irgend eine andere Wachsthumsnorm. In diesem Punkte sehe ich mich durch die Thatsachen noch weiter als früher von der Nägeli'schen Einheitsidee abgedrängt.

Zur Begründung dieser Ansicht sei auf einige der beobachteten Zellgruppirungen in der Scheitelansicht der Laubtriebe noch specieller hingewiesen. Fig. 1 stellt eine solche Ansicht von *Araucaria excelsa* dar. Das Centrum der Scheitelkuppe liegt annähernd da, wo der kleine punktirte Kreis gezogen wurde. In seiner Umgebung liegen zunächst die vier Zellgruppen, welche in unserer Figur durch Schattirung der beiden opponirten besonders hervorgehoben sind. Die trennenden Hauptwände gehen jedoch nicht bis zum Rande, so dass die Annahme von vier kreuzweis gestellten Scheitelzellen nur für das letzte Stadium, in welchem die erwähnten Gruppen entstanden, berechtigt erscheint. Wie das Zellnetz vor diesem Stadium beschaffen war, ist unbekannt.

Eine ähnliche Scheitelansicht von *Araucaria excelsa*, und zwar von einem Spross der nämlichen Pflanze, ist in Fig. 2 veranschaulicht. Wie vorhin wurde die Lage des Centrums so

genau als möglich durch einen kleinen punktirten Kreis angedeutet und die Abgrenzung der Quadranten durch Schattirung verdeutlicht. Als Scheitelzellen sind selbstverständlich diejenigen zu betrachten, welche in der Spitze der Quadranten liegen; die beiden nicht schattirten bilden auch hier eine Kante. Die wirkliche Zusammengehörigkeit der Zellen, die in der Figur als Theile eines Quadranten dargestellt sind, ergiebt sich zum Theil (z. B. für den Quadranten rechts) ohne Weiteres aus der Lage der Scheidewände. Überdies steht fest, und dies wurde mit besonderer Sorgfalt constatirt, dass die vier Zellen, die ich als Scheitelzellen bezeichnet habe, nur mit den benachbarten Zellen ihrer Quadranten, aber nicht unter sich, zu genetischen Paaren oder Gruppen vereinigt werden können.

Zu diesen beiden Ansichten mag noch eine dritte (Fig. 3) hinzugefügt werden, welche ausnahmsweise auf eine dreiseitige Scheitelzelle schliessen lässt. Die wahrscheinliche Reihenfolge der Wände wurde durch Schattirung des voraussichtlich ältesten Segmentes angedeutet. Auch diese Ansicht bezieht sich auf einen jungen Trieb des nämlichen Exemplars von *Araucaria excelsa*, welchem auch die beiden vorhergehenden Scheitel entnommen wurden.

Endlich ist in Fig. 4 noch eine Scheitelansicht abgebildet, die mit keiner der vorhergehenden übereinstimmt. Das Centrum der Scheitelkuppe ist in gewohnter Weise bezeichnet, und es mag noch ausdrücklich bemerkt werden, dass die Zelle *d*, die wie eine dreiseitige Scheitelzelle aussieht, entschieden seitlich lag. Zwei opponirte Zellgruppen, die ich als genetische betrachte, sind schattirt. Alles Übrige mag sich der Leser nach Gutfinden zurechtlegen. Für mich ist nur so viel klar, dass hier eine dreiseitige Scheitelzelle nicht vorliegt.

In Fig. 5 ist die Scheitelansicht einer Stammspitze von *Ephedra monostachya* wiedergegeben. Ein Blick auf die Umgebung des kleinen punktirten Kreises, welcher dem Centrum entspricht, genügt vollständig, um sofort die Überzeugung zu gewinnen, dass hier eine Scheitelzelle mit regelmässiger Segmentirung nicht vorhanden ist. Ebensowenig lässt sich aus der Lage der Wände die Annahme einer Tetrade von Scheitelzellen begründen.

Fig. 6 *A*, *B* und *C* endlich stellt die Flächen- und Seitenansicht eines Stammscheitels von *Retinospora ericoides* dar. Die Flächenansicht *A* zeigt in der Mitte eine fünfeckige Zelle *s*, welche thatsächlich das Centrum der Scheitelwölbung bildet. In ihrer Umgebung liegen die Zellen *a, b, c, d, e*, welche in den Seitenansichten *B* und *C* mit den nämlichen Buchstaben bezeichnet sind. Ich ziehe nun aus dieser Zellgruppirung zunächst bloss den Schluss, dass hier eine dreiseitige Scheitelzelle sicher nicht vorliegt, ebensowenig eine vierseitige. Auch für die Annahme, dass die vorausgegangene Segmentirung der Zelle *s* ihren fünf Seiten parallel stattgefunden habe, war kein Anhaltspunkt vorhanden. Eine feste Regel lässt sich also auch hier für die Art des Scheitelwachsthums nicht aufstellen.

Andere Laubtriebe derselben Pflanze, ebenso solche von *Cupressus glauca*, lieferten ähnliche, wenn auch in den Einzelheiten abweichende Bilder; eine dreiseitige Scheitelzelle habe ich hier niemals gesehen.

Was nun noch die Stammspitzen der Angiospermen betrifft, welche nach Korschelt eine dreiseitige Scheitelzelle besitzen sollen, so kann ich mich hierüber auf wenige Worte beschränken, da ich eine bestimmte abweichende Ansicht über diesen Gegenstand nicht ausgesprochen und somit auch nicht zu vertheidigen habe. Ich will indessen nicht verhehlen, dass ich die Richtigkeit der Korschelt'schen Angaben für manche der aufgeführten Beispiele, vor allem mit Bezug auf *Elodea, Myriophyllum* und *Ceratophyllum*, bezweifle. Bezüglich dieser Gattungen hat sich auch bereits John de Klercker[1]), ein Schüler Warming's, auf Grund eingehender Untersuchungen in demselben Sinne ausgesprochen. Er sagt in der Anmerkung auf S. 6 seiner Schrift: „Quant aux figures et aux descriptions de M. Korschelt, je crois que si ses coupes longitudinales, montrant les cellules terminales, sont en réalité correctement conçues, elles constituent l'exception et non la règle en ce qui concerne *Ceratophyllum, Myriophyllum* et *Elodea*.“ Mit dieser Ansicht stimmt auch die meine überein.

Nach alledem erscheint mir das Bestreben, die Gleichheit

[1]) Sur l'anatomie et le développement de *Ceratophyllum*. Mémoire présenté à l'acad. des sciences de Suède le 14. Mai 1884. Stockholm 1885.

des Scheitelwachsthums für die sämmtlichen höheren Gewächse zur Anerkennung zu bringen, zwar begreiflich, aber völlig aussichtslos. Selbst wenn wir von den vorstehend besprochenen Objecten gänzlich absehen, lehrt doch schon das Verhalten der Phanerogamenwurzeln, dass in Bezug auf die Vorgänge in der Scheitelregion tiefgreifende Verschiedenheiten vorkommen, darunter auch solche, welche die Zahl der Initialen betreffen. Wie diese verschiedenen Wachsthumsnormen phylogenetisch zu Stande gekommen, mag hier ausser Betracht bleiben, es genügt mir zu constatiren, dass sie vorhanden sind.

Ebenso entschieden, wie für das Vorkommen mehrerer Scheitelzellen, muss ich aber andererseits auch für den Satz eintreten, dass unter den Bedingungen, welche bei den höheren Pflanzen verwirklicht sind, auf medianen Längsschnitten stets nur die beiden rechts und links an die Mittellinie stossenden Zellen als Scheitelzellen zu betrachten sind. Wenn Graf Solms[1]), gestützt auf die Wachsthumsverhältnisse bei *Chylocladia*, die Möglichkeit betont, dass auch mehr als zwei Scheitelzellen im Medianschnitt vorkommen können, so ist dagegen zu erwidern, dass diese Stütze nicht Stich hält. Das Wachsthum der Florideen, zu denen die genannte Pflanze gehört, weicht so vollständig von dem der höheren Gewächse ab, dass es viel naturgemässer erscheint, diese Algen in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht den aus Hyphen aufgebauten Pilzen und Flechten (*Usnea* u. dgl.) an die Seite zu stellen. Wir haben es offenbar auch bei *Chylocladia* mit verwachsenen Zellfäden zu thun, welche am Thallusscheitel zusammenneigen und sich unterhalb desselben verästeln, wobei natürlich jeder Ast wieder seine eigene Scheitelzelle besitzt; intercalare Theilungen finden voraussichtlich nicht statt[2]). Dass ein so eigenthümlicher Wachsthumsmodus auch zu ganz anderen Scheitelansichten führen muss, als der bei Aufstellung meines Satzes vorausgesetzte, ist selbstverständlich und ich habe dies in der Anmerkung ausdrücklich hervorgehoben.

[1]) H. Graf zu Solms-Laubach, Der Aufbau des Stockes von *Psilotum triquetrum*. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. IV, p. 153.

[2]) Vgl. Nägeli, Theorie der Abstammungslehre, S. 370. Specielle, aber unvollständige Daten über den Bau von *Chylocladia* giebt Berthold in Pringsheim's Jahrb., Bd. XIII (1882), S. 686.

2. Scheitelwachsthum und Blattstellung.

Als ich durch meine Untersuchungen über die Blattstellungen zu der Ansicht geführt wurde, dass bei den Gefässpflanzen der Entstehungsort neuer Blattanlagen oberhalb der schon vorhandenen im Allgemeinen bloss von der Lage dieser letzteren, nicht aber von den Theilungsvorgängen in der Scheitelregion abhängig sei, war ich mir wohl bewusst, dass diese ausschliessliche Betonung der Anschlussverhältnisse nicht bloss mit der Schimper-Braun'schen Spiraltheorie, sondern auch mit den Anschauungen Nägeli's in schroffem Gegensatze steht. Denn die ortbestimmenden Einflüsse, die nach Nägeli von dem Alles beherrschenden Scheitel ausgehen, wirkten nun mit einem Male von der anderen Seite jener Gürtelzone aus, in welcher die jungen Anlagen zum Vorschein kommen; die oberhalb liegende Scheitelregion war in Bezug auf Stellungsverhältnisse zu vollständiger Neutralität degradirt.

Diese Auffassung war in theoretischer Hinsicht eine unvermeidliche Consequenz. Wenn die Systeme seitlicher Organe sich auf der gegebenen Basis mit Nothwendigkeit nach bestimmten Regeln des Anschlusses, also von unten her aufbauen, wie ich dies in meiner Arbeit gezeigt zu haben glaube, so war es offenbar überflüssig, noch eine zweite ordnende Kraft anzunehmen, die von oben, d. h. vom Scheitel aus auf die Stellungen eingewirkt hätte. Es war ja alles vollständig geregelt, ich bedurfte keiner weiteren Beihülfe. Der Scheitel hatte bloss dafür zu sorgen, dass immer neue Organe und zwar unter möglichster Ausnutzung des Raumes hervorsprossten, und hierzu waren alle Punkte seiner Oberfläche in gleichem Maasse befähigt.

Aber nichtsdestoweniger war es immer noch denkbar, dass meine Mechanik, die ich zwar der Pflanze abgelauscht, dann aber doch selbstständig durchgeführt hatte, in einzelnen Punkten nicht ganz den Bedingungen entsprach, welche am vegetativen Stammorgan gegeben sind. Darum war es nothwendig, die abgeleiteten Schlussfolgerungen durch Beobachtung zu prüfen; waren sie unrichtig, so musste sich irgendwo eine Thatsache ergeben, welche damit in klarem Widerspruche stand. Da nun die Vorgänge in der Stammspitze bei den Gefässkryptogamen mit Scheitelzelle am genauesten bekannt sind, so lag es nahe,

diese Prüfung zunächst bei diesen vorzunehmen. Hier musste es sich zeigen, ob die Anlegung der Blätter mit den Theilungen der Scheitelzelle und ihrer Segmente in irgend einer Beziehung steht, welche im Sinne Nägeli's gedeutet werden könnte. Das Ergebniss war, dass weder bei *Salvinia*, *Azolla* und *Marsilia*, noch bei *Selaginella* oder den Farnkräutern eine solche Beziehung nachweisbar ist. Namentlich deutete keine einzige unzweifelhafte Thatsache auf eine gesetzmässige Abhängigkeit der Blattbildung von der Fächerung der Segmente[1]).

Diese Beurtheilung der Sachlage stützte sich auf die bekannten Arbeiten von Pringsheim, Hanstein, Strasburger und Pfeffer über die Entwicklung von *Salvinia, Marsilia, Azolla* und *Selaginella*. Über das Scheitelwachsthum dieser letzteren hatte ich überdies einige selbstständige Beobachtungen angestellt. Aus der Abhandlung von Dingler ersehe ich nun mit einiger Überraschung, dass derselbe aus den nämlichen Quellen so ziemlich das Gegentheil von dem, was ich darin zu finden vermochte, herausgelesen hat. Er sagt auf S. 4 wörtlich: „Wenn nun auch gerade bei *Equisetum* bis heute noch nicht der ganz genaue Nachweis des Verhältnisses der Mutterzelle des einzelnen Blattes zu den Scheitelzellsegmenten des Stammes geführt werden konnte, so ist dies doch, wenigstens bis zu gewissem Grade, von Reess geschehen, der bestimmt erkannte, dass je drei Abschnitte einen Blattwirtel liefern. Ebenso ist es durch Pringsheim, Hanstein, Nägeli und Leitgeb, Pfeffer und Strasburger für *Salvinia, Marsilia, Psilotum, Selaginella* und *Azolla* bis zu gewissem Grade geschehen. Pringsheim's und Strasburger's Resultate an *Salvinia* und *Azolla* scheinen zwar nicht ganz für die Nägeli'sche Auffassung zu sprechen, jedoch steht die endgültige Entscheidung in dieser sehr schwierigen Frage offenbar noch aus."

Mir scheint nun gerade bei *Salvinia* und *Azolla* jeder Zweifel ausgeschlossen. Es ist sicher, dass hier die Segmente alterniren und dass die Blätter an ungleichwerthigen Punkten derselben angelegt werden, die einen im unteren, die anderen im oberen Theil des entsprechenden Segmentes. Bei *Salvinia* bleibt überdies je das dritte Segment steril, d. h. es bildet mit den beiden

[1]) Vgl. hierüber meine Theorie der Blattstellungen, S. 87–93.

gegenüberliegenden, aber nicht zusammengehörigen Segmenthälften ein Internodium. Hier beschränkt sich also die vermuthete gesetzmässige Beziehung, wie ich mich zum Überfluss noch durch eigene Untersuchungen überzeugt habe, ausschliesslich darauf, dass die oberen und unteren Segmentgrenzen noch eine gewisse morphologische Bedeutung haben, indem die blattbildenden Knotenscheiben nach Lage und Zahl von diesen Grenzlinien abhängig sind; auf je drei Segmente kommt eine Knotenscheibe. Weiter reicht diese Abhängigkeit nicht; ebensowenig bei *Azolla.*

Die wurzelähnlichen Triebe von *Psilotum* betreffend, verweise ich auf die oben citirte Schrift des Grafen Solms[1]), welcher die Richtigkeit der Nägeli-Leitgeb'schen Deutung hinsichtlich der rudimentären Blattanlagen in den Segmenten bezweifelt. Jedenfalls kann hier von einer feststehenden Thatsache nicht wohl die Rede sein.

Mit aller Bestimmtheit muss ich ferner der Ansicht entgegentreten, Reess habe die fraglichen Beziehungen im Scheitel von *Equisetum,* wenigstens bis zu gewissem Grade, bestimmt erkannt und nachgewiesen. Der Autor selbst glaubt allerdings diesen Nachweis geliefert zu haben; allein verschiedene seiner Angaben, wie z. B. die, dass die drei Wirtelglieder bei *E. scirpoides* ursprünglich superponirt seien, kamen mir seit Jahren so unwahrscheinlich vor, dass ich an der Zuverlässigkeit der ganzen Darstellung zu zweifeln begann. Da ich jedoch keine Gelegenheit hatte, das genannte Object selbst zu untersuchen, so ging ich in meinen „Blattstellungen“ mit wenigen Worten über diese Frage hinweg. Heute jedoch bin ich im Stande den vollgültigen Beweis zu führen, dass die Darstellung von Reess in allen Punkten, auf die es hier ankommt, unrichtig ist. Die angeblich sicher beobachtete Vereinigung von je drei Segmenten zu einem Gürtel findet nicht statt, und eine gesetzmässige Beziehung zwischen diesen Segmenten und den Blattanlagen ist nicht vorhanden.

Betrachten wir zunächst die in Fig. 7 dargestellte Längsansicht der Stammspitze von *Equisetum scirpoides.* Der untere Theil der Figur entspricht der Zone, in welcher nach Reess

[1]) Der Aufbau des Stockes von *Psilotum triquetrum,* S. 161.

die Vereinigung von drei Segmenten zu einem Gürtel stattfinden müsste. Die deutlich hervortretenden Segmentwände zeigen jedoch, dass eine solche Verschiebung in keiner Weise angedeutet ist, geschweige denn sich vollzogen hat. Dazu kommt, dass der nämliche Scheitel in der Querschnittsansicht Fig. 8 bereits abgerundet dreikantig erscheint, was auf Grund einer sorgfältigen Vergleichung nicht anders gedeutet werden kann, als dass die drei abgerundeten Kanten den jungen Blattanlagen entsprechen, welche den obersten Wirtel bilden. Zur Bekräftigung dessen sei noch speciell auf die Querschnittsansicht Fig. 9 hingewiesen, wo wiederum der nämliche Scheitel, aber noch umgeben von den älteren Scheiden, dargestellt ist. Man sieht, dass die Glieder der mit I, II, III bezeichneten Wirtel alterniren und dass die abgerundeten Kanten unseres Scheitels mit denjenigen des zweitunteren Wirtels (II) im gleichen Radius liegen.

Kehren wir jetzt zu der Längsansicht Fig. 7 zurück. Die schwachen Ausbauchungen der Umrisslinie (in der Figur rechts und links mit Parenthesen bezeichnet) stellen ganz sicher zwei von den drei obersten Blattanlagen dar. Man sieht auch deutlich, dass die auf der linken Seite befindliche Anlage sich über die Segmentwand hinauf bis ungefähr zur Mitte des nächstoberen Segments erstreckt, also ganz und gar nicht von den Segmentgrenzen abhängig ist.

Eine übereinstimmende Längsansicht giebt übrigens schon Hofmeister in seiner Allgemeinen Morphologie, Fig. 148*b* auf S. 512, wo offenbar die Ausbauchung der Umrisslinie ebenfalls dem obersten Blattwirtel entspricht. Dass Hofmeister dessenungeachtet die Reess'sche Angabe bezüglich der Gürtelbildung im Texte anerkennt, ändert an der Sache nichts; es ist das nicht der einzige Widerspruch dieser Art.

Die schon oben citirte Querschnittsansicht Fig. 8 zeigt uns ferner, dass die drei jüngsten Blattanlagen keineswegs genau mit den Sectoren zusammenfallen, welche von den Haupt- und Sextantenwänden gebildet werden. Auf der linken Seite der Figur ist die Abweichung sogar recht augenfällig; ebenso in Fig. 10, welche einen anderen Scheitel darstellt. Die Hauptwände sind in beiden Figuren mit *H*, die Sextantenwände mit *S* bezeichnet. Dass die Glieder der successiven dreizähligen Wirtel schon in der Anlage mit den vorhergehenden alterniren,

brauche ich kaum noch besonders hervorzuheben; Fig. 9 giebt hierüber genügenden Aufschluss.

Bei *Equisetum scirpoides* fehlt demnach jede bestimmte Beziehung zwischen der Wirtelbildung und den Segmenten der Scheitelzelle. Damit fallen natürlich auch alle Analogieschlüsse, die sich auf die übrigen Arten der Gattung beziehen, dahin.

Im Anschlusse an *Equisetum* mögen auch die Farne, die ich in meinen „Blattstellungen" nur beiläufig erwähnt habe, noch eine kurze Besprechung finden. Es fehlt auch hier nicht an Angaben, welche die fragliche Beziehung zwischen Scheitelwachsthum und Blattstellung als ein unmittelbares Beobachtungsergebniss hinstellen. So sagt z. B. Hofmeister[1]) auf Grund eigener Untersuchungen mit Rücksicht auf die Theilungen der Scheitelzelle: „Die Aufeinanderfolge dieser Theilungswände ist (soweit die sehr zahlreichen Beobachtungen reichen) rechts, seltener links umläufig, stets übereinstimmend mit der Spirale der Wedelstellung."

Diese Angaben finde ich nun allerdings in der elf Jahre später erschienenen „Allgemeinen Morphologie" des nämlichen Autors nicht wiederholt. Sie sind aber auch nicht widerrufen. Es mag daher, um jeden Zweifel zu beseitigen, immerhin zweckmässig sein, auch hier die Belege dafür zu liefern, dass Hofmeister sich in diesem Punkte geirrt hat.

Untersucht man eine grössere Anzahl von Farnstämmen mit spiraliger Blattstellung und dreiseitiger Scheitelzelle, so überzeugt man sich, dass die Spirale, in welcher die Segmente auf einander folgen, keineswegs immer homodrom zur Blattspirale, sondern öfter antidrom verläuft; die Blattspirale kann z. B. rechtswendig, die Segmentspirale linkswendig sein, oder umgekehrt. Ich glaube annehmen zu dürfen, dass die Gegenläufigkeit ungefähr ebenso häufig vorkommt als die Gleichläufigkeit.

Untersuchungen dieser Art sind allerdings mit Schwierigkeiten verknüpft und man darf sich nicht abschrecken lassen, wenn manche Scheitelansicht ungenügend oder doch unsicher ausfällt. Wie oft ist zwar die Scheitelzelle selbst deutlich zu sehen, der Anschluss der Segmentwände aber nur in einer Ecke, statt in zweien,

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. Abhandl. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857, II, S. 636.

construirbar. In solchen Fällen bleibt natürlich die Richtung der Segmentspirale unbekannt. Aber trotz dieser Schwierigkeiten ist es doch gelungen, die nachstehend verzeichneten Fälle zu constatiren.

Lomaria Gibba. Von drei sicher beobachteten Fällen ergaben zwei Gegenläufigkeit und einer Gleichläufigkeit der Blatt- und der Segmentspirale. Ein nicht ganz sicherer Fall schien ebenfalls für Gleichläufigkeit zu sprechen.

Cyrtomium falcatum. Von neun sicheren Beobachtungen ergaben vier Gegenläufigkeit und fünf Gleichläufigkeit der Spiralen.

Aspidium Filix mas und *Blechnum occidentale* lieferten je einen wahrscheinlichen Fall von Gegenläufigkeit.

Hieran schliessen sich zwei sichere Beobachtungen, die sich auf die Stammspitze von *Struthiopteris germanica* beziehen. Die Scheitelzelle war hier zweischneidig (Fig. 11), die Blattstellung aber spiralig mit Divergenzen aus der Hauptreihe.

Solchen Thatsachen gegenüber müssen die Angaben Hofmeister's als unhaltbar bezeichnet werden, zumal sie offenbar vorwiegend gar nicht auf directer Beobachtung der ungebrochenen Segmentwände, sondern auf Schlüssen beruhen, bei welchen die angeblich sehr ungleichseitige Form der Scheitelzelle und die daraus abgeleitete Wachsthumsweise derselben mit in Erwägung kam.

Dass übrigens an eine gesetzmässige Beziehung zwischen Scheitelwachsthum und Blattbildung nicht zu denken ist, geht für die untersuchten Farne schon aus der Lage der jüngsten Anlagen hervor, welche bald mit den Ecken der Scheitelzelle, bald mit der Mitte ihrer Seiten oder auch mit irgend einem zwischenliegenden Punkte im gleichen Radius liegen.

In diesem Punkte scheinen sich auch die dorsiventralen Farnstämme, die ja sonst durch mancherlei Eigenthümlichkeiten sich auszeichnen, übereinstimmend zu verhalten. Wenigstens giebt L. Klein[1]) für *Polypodium* und *Pteris* ausdrücklich an, dass die Initiale eines jungen Blattes nicht an einen bestimmten Ort im Segmente gebunden sei. Ob seine weitere Angabe, dass „höchst wahrscheinlich" jedes Segment der beiden Dorsalzeilen einer Blattinitiale die Entstehung gebe, richtig sei oder nicht, lasse

[1]) Bot. Zeitg. 1884, S. 587 u. 594 (S. 8 u. 9 des Separatabdruckes).

ich dahingestellt, da die zweizeiligen Blattstellungen der dorsiventralen Farne für die Beurtheilung der Spiralsysteme doch keine directen Anhaltspunkte gewähren können. Für die Spiralstellungen muss ich dagegen eine solche Übereinstimmung zwischen der Zahl der Segmente und derjenigen der Blätter als geometrisch unmöglich bezeichnen; denn wenn die Blattanlagen eine bestimmte örtliche Beziehung zu den Ecken der Scheitelzelle und folglich auch zu den Segmenten entschieden nicht zeigen, so können sie auch in der Zahl nicht wohl übereinstimmen. Es müssen entweder mehr Segmente als Blätter oder aber mehr Blätter als Segmente vorhanden sein. Für *Struthiopteris* mit zweischneidiger Scheitelzelle ist dies selbstverständlich.

So lassen denn gerade die Gefässkryptogamen kaum noch einen Zweifel übrig, dass es schlechterdings nicht angeht, die Beziehungen zwischen Scheitelwachsthum und Organbildung, wie sie bei den Algen und Moosen in mancher Hinsicht bestehen, ohne Weiteres auf die höheren Gewächse, zumal auf Stellungsverhältnisse zu übertragen. Mit Rücksicht auf die schraubenlinigen Stellungen der seitlichen Organe bestreite ich übrigens auch bei jenen jede gesetzmässige Beziehung der angedeuteten Art. Selbst die Moose bilden für mich keine Ausnahme, denn offenbar zeigen sie nur deshalb Übereinstimmung zwischen Blatt- und Segmentspirale, weil hier jedes Segment einem Blatt die Entstehung giebt, welches seine ganze freie Oberfläche einnimmt. Eine Abweichung ist unter solchen Umständen ja gar nicht denkbar.

3. Stellungsverhältnisse bei *Crouania annulata*.

In einer früheren Mittheilung[1]), welche sich auf verschiedene Fragen der Blattstellungslehre bezog, habe ich unter Anderem auch die Einwände beleuchtet, welche Berthold[2]) in Bezug auf meine 1880 aufgestellte Ansicht über die Spiralstellungen bei Florideen[3]) geltend gemacht hatte. Hierauf ist in der Bot. Zeitung[4]) die Eingangs erwähnte Erwiderung erschienen, in

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1883, S. 741; diese Sammlung, S. 105.
[2]) Pringsheim's Jahrb., Bd. XIII (1882), S. 569.
[3]) Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1880, S. 327; diese Sammlung, S. 93.
[4]) Jahrg. 1883, S. 729.

welcher Berthold zwar die Berechtigung meiner Kritik in wichtigen Punkten anerkennt, dann aber doch bei der Behauptung stehen bleibt, dass bei einigen Florideen Spiralstellungen auch ohne die von mir geforderten Contactverhältnisse zu Stande kommen. Als eines der instructivsten Beispiele wird in dieser Hinsicht (neben *Polysiphonia*) die Gattung *Crouania* bezeichnet, deren Axillartriebe spiralig gestellte Organe besitzen sollen, ohne dass bei der Anlegung derselben eine Beeinflussung durch den Contact möglich sei.

Wäre diese Angabe richtig, so würden sich zwar hieraus keinerlei Schlüsse bezüglich der Gefässpflanzen ableiten lassen; es müsste aber doch anerkannt werden, dass dieselben Stellungen, die bei den höheren Gewächsen durch den Contact herbeigeführt werden, bei den Florideen in Folge unbekannter Vorgänge im Plasma zu Stande kommen. Völlig verschiedene Ursachen hätten also ganz die nämlichen Wirkungen. Das ist nun freilich keineswegs undenkbar; es fragt sich bloss: Ist es auch wirklich?

Zur Beantwortung dieser Frage untersuchte ich ein Weingeistexemplar von *Crouania annulata*, das mir Hr. Berthold freundlichst zur Verfügung gestellt hatte. Es wurden über ein Dutzend Scheitel von jungen Axillartrieben mehr oder weniger vollständig aufgenommen, um vor Allem die thatsächlichen Stellungsverhältnisse so genau als möglich festzustellen. Das erhaltene Resultat lässt sich im Wesentlichen in folgende Sätze zusammenfassen.

1. Es ist richtig, dass die Anlegung der in Rede stehenden seitlichen Organe durch Contactverhältnisse nicht beeinflusst wird. Demgemäss ist auch die Entwicklungsfolge keine streng akropetale, sondern häufig nahezu simultan.

2. Eine regelmässige Spiralstellung kommt niemals zu Stande. Auf mehrere Glieder in schraubenliniger Folge und mit ungefähr gleichen Divergenzen folgen gewöhnlich einige andere, die bald eine zur ersten antidrome Spirale bilden, bald aber auch ziemlich regellos inserirt sind.

3. *Crouania annulata* ist überdies ein für die Entscheidung der vorliegenden Frage ungünstiges Object, weil die seitlichen Organe, deren Stellung untersucht werden soll, nur die ersten

Glieder vierzähliger Wirtel (Cyclarchen nach Schimper) darstellen und nicht selten zwei opponirte Wirtelglieder ungefähr gleichzeitig entstehen.

Zur Begründung dieser Sätze verweise ich zunächst auf die Längsansicht Fig. 12, welche den unteren Theil eines jungen Axillarsprosses veranschaulicht. Die abgekehrten seitlichen Organe sind punktirt. Von den paarweise vorhandenen Anlagen sind die mit 7 und 8 bezeichneten gleich gross; es bleibt also unentschieden, welches von den beiden opponirten Gliedern als erstes zu deuten sei. Die Stellungsverhältnisse, welche sich aus diesen Ansichten ergeben, sind in der Querschnittsansicht Fig. 13 durch Bezifferung angedeutet. Wie man sieht, geht die Spirale von 1 bis 5 nach links, dann von 5 bis 6 nach rechts, von 6 bis 7 und von 7 bis 8 entweder ebenfalls rechts oder aber links mit viel kleineren Divergenzen.

Ähnliche Unregelmässigkeiten lässt auch der in Fig. 14 abgebildete Scheitel erkennen, welcher zugleich zeigt, dass die seitlichen Organe hier nahezu simultan angelegt wurden. Aus der Vergleichung der verschiedenen Längsansichten ergab sich unter Anderem, dass die Spirale von 9 bis 7 nach links, von 7 bis 4 dagegen nach rechts geht. Die Nummern 10 und 2 deuten ebenfalls auf Abweichungen; (10) würde sich dagegen regelrecht an 9 anschliessen, ist aber etwas kleiner als 10.

Von weiteren Unregelmässigkeiten seien noch die folgenden erwähnt, die ebenso wie die vorhergehenden auf der Combination von Längsansichten beruhen: 1. Spirale von 12 bis 8 rechtsläufig, von 8 bis 5 links, von 5 bis 3 wieder rechts. 2. Von den Organen 1 bis 5 liegt je das zweitfolgende annähernd über dem ersten, also 3 über 1 und 5 über 3; die Nummern 6 bis 9 schliessen sich in rechtsläufiger Spirale, aber offenbar mit ungleichen Divergenzen an. 3. Spirale von 1 bis 4 rechts-, von 5 bis 7 linksläufig.

In all' diesen Fällen sind die Divergenzen als normal angenommen, wenn nicht erhebliche Abweichungen sicher constatirt werden konnten. Wären die vierzähligen Quirle genau alternirend, so würde sich als Maass für diese Normaldivergenz, d. h. für den zwischen den ersten Quirlelementen am häufigsten vorkommenden Winkelabstand $= 135^0$ oder $\frac{3}{8}$ des Umfanges ergeben. Thatsächlich bilden nun aber die correspondirenden

Glieder aller zweitfolgenden Quirle keine Longitudinalreihe, sondern eine steile, mit der Grundspirale gleichsinnige Schraubenlinie, wodurch der Divergenzwinkel etwas grösser wird als $\frac{3}{8}$. Übrigens ist klar, dass die Regelmässigkeit der Spiralstellung sofort gestört werden muss, sobald von den vier Wirtelgliedern ein anderes als das, welches obiger Divergenz entsprechen würde, zuerst hervorsprosst. — Ob hierbei die Stellung der vier Glieder unter sich und die Alternanz mit den benachbarten, sowohl bei normalen wie bei abnormalen Divergenzen, ausschliesslich durch innere Ursachen bedingt sei, mag hier unerörtert bleiben.

Die mitgetheilten Beobachtungen sollen bloss darthun, dass eine regelmässige und durchgehende Spiralstellung bei *Crouania annulata* gar nicht vorkommt, sondern höchstens zonenweise und stets nur für eine beschränkte Anzahl von Gliedern verwirklicht ist. Daraus geht aber klar hervor, dass die unbekannten Vorgänge im Plasma, welche bestimmend auf die Stellungsverhältnisse einwirken, bei Weitem nicht jene Gleichmässigkeit des sichtbaren Effectes zur Folge haben, wie sie bei dem unmittelbaren Anschluss der Organe an vorhergehende erreicht wird. Es darf auch nicht übersehen werden, dass selbst die weniggliedrigen Spiralfragmente, in welche die primären Wirtelglieder der *Crouania*-Sprosse sich ordnen, bis jetzt vollständig isolirt dastehen; namentlich ist für wirkliche Spiralstellungen bis dahin nichts Ähnliches beobachtet worden.

Bis auf Weiteres bleibt somit die Ansicht berechtigt, dass vielgliedrige Spiralsysteme mit regelmässigen Stellungen, deren Zustandekommen ohne Contactwirkung sicher gestellt wäre, im Pflanzenreich nicht bekannt sind.

Wenn es aber richtig ist, dass solche Spiralsysteme auch bei den Florideen nur da vorkommen, wo die erforderlichen Contactverhältnisse bestehen, dann ist selbstverständlich jede Beihülfe des Plasmas durch Aufrichtung der Querwände u. dgl. hier ebenso entbehrlich, wie bei den Gefässpflanzen die vorbereitende Segmentirung des Scheitels. Es ist auch keine einzige Thatsache bekannt, durch welche das Vorkommen einer selbstständigen Aufrichtung der Wände in Übereinstimmung mit der später erfolgenden Anlegung schraubenliniger Organe bewiesen würde. Was man hierüber im zutreffenden Sinne beob-

achtet haben will, kann auch anders gedeutet werden. Über diesen Punkt glaube ich indess schon in meiner früheren Mittheilung[1]) das Nöthige gesagt zu haben.

Erklärung der Abbildungen.

(Die Vergrösserung ist der Figurennummer in Parenthesen beigesetzt.)

Tafel VIII.

Fig. 1 (700). Scheitelansicht eines Zweiges von *Araucaria excelsa.* Das Centrum der Scheitelkuppe ist durch den kleinen punktirten Kreis angedeutet. Es sind vier Scheitelzellen vorhanden, von denen zwei eine Kante bilden. Die beiden sich nicht berührenden Scheitelzellen sind nebst den benachbarten Descendenten schattirt.

Fig. 2 (700). Scheitelansicht eines anderen Zweiges von der nämlichen Pflanze, ebenfalls mit vier Scheitelzellen, deren Gruppirung in gleicher Weise verdeutlicht ist wie in Fig. 1.

Fig. 3 (700). Scheitelansicht eines Zweiges, welche ausnahmsweise eine dreiseitige Scheitelzelle zeigt. Auch dieser Zweig stammt von demselben Exemplar wie die beiden vorhergehenden. Das älteste Segment wurde der Deutlichkeit wegen schattirt.

Fig. 4 (700). Eine weitere Scheitelansicht von demselben Exemplar. Im Centrum der Scheitelkuppe stossen vier Zellen an einander; allein die trennenden Scheidewände gehen nicht bis zum Rande, so dass von einem bestimmten Wachsthumstypus hier nicht die Rede sein kann. Soviel ist indess sicher, dass eine dreiseitige Scheitelzelle hier nicht vorhanden ist.

Fig. 5 (700). Scheitelansicht von *Ephedra monostachya.* In der Gegend des Centrums, welches wie bisher durch einen kleinen punktirten Kreis bezeichnet ist, liegen drei zusammengehörige Zellen, deren Entstehungsweise leicht zu übersehen ist. Dagegen lässt die Umgebung eine gesetzmässige Theilungsfolge nicht erkennen.

Fig. 6 (700). Scheitel von *Retinospora ericoides. A* Ansicht von oben, *s* die Scheitelzelle. *B* und *C* Seitenansichten; die in der Umgebung der Scheitelzelle *s* befindlichen Zellen sind mit den nämlichen Buchstaben bezeichnet wie in der Scheitelansicht *A*.

Fig. 7 (550). Seitenansicht einer Stammspitze von *Equisetum scirpoides.* Die Segmentwände sind durch stärkere Linien hervorgehoben. Im unteren, durch Parenthesen bezeichneten Theil der Figur zeigt die Umrisslinie eine schwache Ausbauchung, welche dem obersten Blattwirtel entspricht. Man sieht, dass dieser Blattwirtel auf der rechten Seite bis zur Segmentwand, auf der linken aber nur bis zur Mitte eines Segmentes reicht.

Fig. 8 (550). Querschnittsansicht der in Fig. 7 dargestellten Stammspitze. Die höchste Einstellung zeigte die in der Figur punktirte Scheitelzelle, die tiefste

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1883, S. 771; diese Sammlung, S. 140.

den ausgezogenen Umriss des jüngsten Blattwirtels, dessen drei Zähne die schwach dreilappige Form bedingen. Man vergleiche zur Orientirung Fig. 9, wo derselbe Scheitel ebenfalls im Querschnitt, aber noch von den älteren Scheiden umgeben, dargestellt ist. — Die Hauptwände sind mit *H*, die Sextantenwände mit *S* bezeichnet; die Lage der Blattzähne ist hiervon unabhängig.

Fig. 9 (140). Querschnitt durch die Stammspitze von *Equisetum scirpoides*. Mit drei Blattscheiden (*I*, *II* und *III*) und der Anlage zu einem vierten Wirtel (*IV*), welcher letztere in Fig. 7 und 8 bei stärkerer Vergrösserung abgebildet ist.

Fig. 10 (340). Querschnitt durch eine andere Stammspitze von *Equisetum scirpoides*. Der jüngste Blattwirtel ist durch die abgerundet dreieckige Form der Umrisslinie angedeutet. Die inneren Linien entsprechen einer anderen Einstellung; *H* die Hauptwände, *S* die Sextantenwände.

Fig. 11 (340). Scheitelansicht der Stammspitze von *Struthiopteris germanica*. Die Scheitelzelle ist zweischneidig. Das jüngste Segment wurde der Deutlichkeit wegen schattirt.

Fig. 12 (600). Stück eines Axillartriebes von *Crouania annulata*. Veranschaulicht die Stellungsverhältnisse der seitlichen Organe.

Fig. 13. Die in Fig. 12 abgebildeten seitlichen Organe in der Horizontalprojection, mit gleicher Bezifferung.

Fig. 14 (600). Oberer Theil eines anderen Axillartriebes mit simultan entstandenen Anlagen seitlicher Organe, deren Stellung nur theilweise einem regelmässigen Spiralsystem entspricht.

VIII.

Zur Kenntniss der Blattstellungen in gewundenen Zeilen.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1894, S. 963—981.

Hierzu Taf. IX.

Über hierher gehörige Stellungsverhältnisse hat in neuester Zeit K. Schumann[1]) in seinen morphologischen Studien eingehende Untersuchungen veröffentlicht, die schon mit Rücksicht auf die früheren vortrefflichen Arbeiten des Verfassers über verwandte Fragen der Morphologie und Entwicklungsgeschichte[2]) allgemeine Beachtung verdienen. Mir persönlich ist überdies wohlbekannt, mit welcher Geschicklichkeit Schumann die zu untersuchenden Objecte, wie z. B. Jugendzustände von Blüthen und Blüthenständen, Sprossscheitel u. dgl. für die Beobachtung bei auffallendem Licht zu präpariren versteht. Auch verkenne ich keineswegs, dass diese Methode der Forschung, verbunden mit der nöthigen Handfertigkeit, manche Vortheile gewährt, auf die man bei der Untersuchung von Schnitten im durchfallenden Licht verzichten muss. Sie gestattet vor Allem eine rasche Orientirung über die bestehenden Contactverhältnisse und über die körperliche Form der jungen Anlagen, während successive Querschnitte uns im Allgemeinen nur die Umrisslinien in der Ebene des Schnittes zeigen. Diese Vortheile hat denn auch Schumann mit grossem Fleiss und entschiedenem Talent verwerthet, indem er eine Fülle entwicklungsgeschichtlicher Thatsachen zu Tage förderte und dabei insbesondere die Bedeutung der Contactkörper für die Stellung

[1]) K. Schumann, Morphologische Studien, Heft I, Leipzig 1892.

[2]) Ich verweise insbesondere auf das Werk „Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss". Leipzig 1890.

und Ausgestaltung der jungen Anlagen in Blüthen und Blüthenständen über jeden Zweifel erhob. Die Aussichten für eine baldige Reform der Morphologie auf diesem Gebiete sind dadurch wesentlich günstigere geworden.

Allein trotz dieser Zugeständnisse glaube ich doch die Ansicht festhalten zu dürfen, dass Form und Stellung der jüngsten Anlagen am Scheitel auf glücklich geführten Querschnitten mit grösserer Sicherheit erkannt werden könne, als nach irgend einer andern Methode. Und auch in Fragen, die sich auf vorgerücktere Stadien beziehen, liefern Querschnittsansichten immerhin werthvolle und durchaus zuverlässige Anhaltspunkte.

Von dieser Überzeugung ausgehend, wollte ich nicht versäumen, einige der Schumann'schen Angaben, die mir Zweifel erregt hatten, nach meiner Methode zu prüfen und insbesondere den Stellungsverhältnissen bei *Pandanus* und *Cyperus* eine sorgfältige Untersuchung zu widmen. Die Ergebnisse dieser letzteren stelle ich im Folgenden voran.

1.

Pandanus.

Dass die früheren Untersuchungen über das Zustandekommen der drei gewundenen Blattzeilen — ob vielleicht schon durch die Art der Anlegung am Stammscheitel oder erst durch nachträgliche Torsion — zu einem abschliessenden und allgemein anerkannten Resultate nicht geführt haben, liegt zum Theil an dem Umstande, dass die Beobachter meist nur auf kleine Pflanzen angewiesen waren, weil die grossen Exemplare unserer Gärten einen so hohen Werth besitzen, dass sie für derartige Untersuchungen in der Regel nicht zur Verfügung stehen. Nur Sachs hatte einmal, wie er mir vor Jahren mündlich mittheilte, in Folge eines günstigen Zufalles Gelegenheit, die Gipfelknospe eines älteren Stammes von *Pandanus utilis* zu untersuchen, und er fand in Übereinstimmung mit früheren Angaben, dass thatsächlich die jungen und jüngsten Blätter in drei völlig geraden Reihen stehen. Dabei mag allerdings die Annahme gestattet sein, dass geringfügige Abweichungen, welche nicht augenfällig hervortraten, möglicher Weise unbeachtet blieben; es will mir aber doch fraglich erscheinen, ob eine so bestimmte Angabe gerade in dem Punkte,

auf welchen die Untersuchung gerichtet war, einfach als irrthümlich zurückzuweisen sei.

Erwägungen dieser Art drängten zu nochmaliger Prüfung des Sachverhalts. Sie gaben mir auch Veranlassung, meine Beobachtungen nicht auf die leicht zu beschaffenden Sprosse oder Stecklinge von *Pandanus Veitchii* und *pygmaeus*, womit ich meine Untersuchung begann, zu beschränken, sondern namentlich auch *Pandanus utilis* in möglichst starken Exemplaren zur Vergleichung herbeizuziehen. Die käuflich erworbenen Stöcke dieser Pflanze (etwa 8—10 Jahre alt) waren zwar immer noch von bescheidener Dimension, im Maximum etwa zolldick, aber die Krone war kräftig entwickelt und die gewundenen Blattzeilen hatten bereits eine ziemlich starke Neigung zur Längsaxe erlangt. Als Divergenz auf der Grundspirale ergab sich für die untersten Blätter etwa $\frac{7}{20}$ (126^0). Ein Querschnitt durch die Scheitelregion lieferte dagegen das Bild Fig. 3 (der innere Theil des Bildes stärker vergrössert in Fig. 4), in welchem die Mittelrippen der jüngsten Blätter (z. B. 15—18 in Fig. 4) offenbar ziemlich genau in drei Radialreihen liegen. Die mittlere Abweichung von der $\frac{1}{3}$-Stellung, wenn man überhaupt eine solche annehmen will, beträgt hier höchstens einen Grad. Erst die weiter nach der Peripherie zu gelegenen Blätter, welche in Fig. 3 mit 0, 1, 2 . . . 6 beziffert sind, ergeben etwas höhere Divergenzen, welche im Durchschnitt auf ungefähr 123—124^0 veranschlagt werden können.

Als Beleg hierfür theile ich nachstehend die Ergebnisse der Messungen mit, welche an der in Fig. 3 abgebildeten Querschnittsansicht (Originalzeichnung 8 mal vergrössert) ausgeführt wurden. Die Divergenzen zwischen den successiven Blättern betrugen:

von Blatt 0 bis 1	= $124^1/_2{}^0$	
„ „ 1 „ 2	= 120^0	Mittelwerth = $123^2/_3{}^0$
„ „ 2 „ 3	= $126^1/_2{}^0$	
von Blatt 3 bis 4	= 123^0	
„ „ 4 „ 5	= 124^0	Mittelwerth = $123^2/_3{}^0$
„ „ 5 „ 6	= 124^0	
von Blatt 6 bis 7	= 119^0	
„ „ 7 „ 8	= 126^0	Mittelwerth = $122^1/_3{}^0$
„ „ 8 „ 9	= 122^0	

von Blatt 9 bis 10	=	$115^1/_2{}^0$		
„ „ 10 „ 11	=	$123^1/_2{}^0$	Mittelwerth =	$122^1/_2{}^0$
„ „ 11 „ 12	=	$118^1/_2{}^0$		
von Blatt 12 bis 13	=	117^0		
„ „ 13 „ 14	=	$124^1/_2{}^0$	Mittelwerth =	$120^1/_2{}^0$
„ „ 14 „ 15	=	120^0		
von Blatt 15 bis 16	=	118^0		
„ „ 16 „ 17	=	$130^1/_2{}^0$	Mittelwerth =	121^0
„ „ 17 „ 18	=	$114^1/_2{}^0$		

Ein vollkommen übereinstimmendes Bild lieferte auch ein zweites, nahezu gleich starkes Exemplar dieser Pflanze.

Es liegt hiernach klar zu Tage, dass an den untersuchten Exemplaren von *Pandanus utilis* eine allmähliche Steigerung der Blattdivergenz von etwa 120° bis auf etwa 126° stattgefunden hat. Eine solche Steigerung ist aber gar nicht denkbar, ohne dass der obere Theil des Stammes, wo die Divergenzen noch kleiner sind als 126°, eine entsprechende Torsion erfährt; die Stammspitze muss in der That, wie Sachs richtig bemerkt, sammt den an ihr sitzenden Blättern um ihre Axe rotiren.

Wie gross der Betrag dieser Torsion für die jüngsten Blattanlagen zu veranschlagen sei, lässt sich indessen nicht genau angeben, weil die Vertheilung der Divergenzänderungen bis zum Maximalwerth von 126° unbekannt ist. Doch wird das folgende Beispiel, das zwar willkürlich gewählt ist, aber trotzdem der Wirklichkeit ziemlich nahe kommen dürfte, immerhin zeigen, dass der erwähnte Betrag eine ansehnliche Höhe erreichen kann. Wir bezeichnen das oberste Blatt, welches noch um volle 126° vom vorhergehenden divergirt, mit 0 und nehmen an, es folgen von da an bis zur Stammspitze noch 40 Blätter, auf welche sich die beobachteten Divergenzänderungen in der Art vertheilen, dass jeder folgende Schritt um 9 Minuten kleiner ist als der vorhergehende. Wir erhalten alsdann für die Blätter 0—40 die folgenden Divergenzen:

0 bis 1	=	126°	minus	9 Minuten
1 „ 2	=	126°	„	2 × 9 „
2 „ 3	=	126°	„	3 × 9 „
.	. . .			
39 bis 40	=	126°	minus	40 × 9 Minuten.

Wie man sieht, bilden die Zahlen, welche die Minuten angeben, eine arithmetische Progression, deren Summe leicht zu bestimmen ist. Man erhält durch Vereinfachung und Ausführung der angedeuteten Operationen

$$9\,[1 + 2 + 3 + 4 \ldots + 40] = 7380 \text{ Minuten} = 123^0.$$

Dabei ist die ursprüngliche Divergenz zu $\frac{1}{3} = 120^0$ angenommen. Setzen wir dieselbe um einen Grad höher an und lassen dementsprechend die Divergenzabnahme von unten nach oben nur in Schritten von 7,5 Minuten erfolgen, so sinkt die Summe von 123 auf $102\frac{1}{2}{}^0$ herunter. Das sind die Winkel, um welche die Blattanlage (mit der Ziffer 40) unter den bezeichneten Voraussetzungen verschoben würde.

In Wirklichkeit mag die Vertheilung der Divergenzabnahme und die Zahl der hierbei in Betracht kommenden Blätter eine andere sein, als im Vorhergehenden angenommen wurde. Erwägt man aber, dass die Grenzwerthe von 126^0 und 121^0 durch Beobachtung gewonnen und somit unabänderlich gegeben sind, so gelangt man unter allen Umständen zu dem Schlusse, dass eine sehr beträchtliche Torsion gar nicht zu umgehen ist.

Ob die beobachteten Divergenzen, welche in unserem Falle eine allmähliche Steigerung von etwa $120\frac{1}{2}{}^0$ oder 121^0 auf 126^0 erfahren, bei fortdauerndem Wachsthum wieder abnehmen, kann ich nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Die Thatsache jedoch, dass die grössten Exemplare von *Pandanus*, welche bis dahin Gegenstand der Untersuchung gewesen, hinter dem Maximum von 126^0 zurückbleiben und meist erheblich kleinere Divergenzen (von etwa 123^0) aufweisen, spricht jedenfalls zu Gunsten dieser Abnahme. Es sei hier namentlich auf die Beobachtungen Al. Braun's „an den grossen *Pandanus*-Bäumen, die der Stolz und die Zierde des Karlsruher botanischen Gartens sind" hingewiesen, deren Divergenzen $\frac{12}{35}$, $\frac{13}{38}$, $\frac{14}{41}$ betrugen, also 123^0 26′, 123^0 9′, 122^0 55′. Die Species ist allerdings nicht angegeben. Ich kann jedoch hinzufügen, dass auch die dickeren Stämme von *Pandanus utilis*, die ich selbst gesehen, ähnliche, wenn auch zum Theil etwas grössere Divergenzen ergaben. An den schon von Schumann erwähnten „armsdicken Exemplaren" des Berliner Gartens betragen dieselben z. B. $123\frac{3}{4}{}^0$ bis $123\frac{3}{7}{}^0$.

Die übrigen *Pandanus*-Arten, deren Blattstellungen ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, insbesondere *P. Veitchii* und *P.*

pygmaeus, weichen insofern von *P. utilis* ab, als bei jenen auch die jüngsten Blätter nie genau nach $\frac{1}{3}$ gestellt sind, sondern stets eine mittlere Divergenz von etwa 121—122° ergeben. In diesem Punkte kann ich Schumann, der diese Abweichung ausdrücklich hervorhebt[1]), nur beipflichten. Die Querschnittsansicht Fig. 5 zeigt deutlich, dass die drei Blattzeilen schon in unmittelbarer Nähe des Scheitels nicht, wie vorhin, geradlinige Reihen, sondern gleichsinnig gekrümmte Curven bilden, die sich nach aussen mehr und mehr von der radialen Richtung entfernen. Die in die Blattumrisse eingetragenen Nummern, welche zugleich die Mittellinie des betreffenden Blattes bezeichnen, machen jede weitere Beschreibung der gegebenen Stellungsverhältnisse überflüssig; nur sei bemerkt, dass die peripherischen Blätter mit stärkeren Abweichungen in der Abbildung weggelassen sind. Für die genauere Vergleichung der Divergenzen in unserer Figur sind von der wahrscheinlichen Mitte aus Linien gezogen, welche eine directe Messung der Winkel gestatten.

Bei der erwähnten Abweichung von 1—2° bleiben indess die Blattdivergenzen auch bei *P. pygmaeus* und *Veitchii* nicht stehen. Schon die Querschnittsansichten, welche den Scheitel enthalten, ergeben für die äusseren Blätter Divergenzen von 126° und darüber, und dieser Werth erfährt in den nach unten folgenden Theilen des Stammes ausnahmslos eine weitere Steigerung bis auf 128°.

Es findet also wiederum eine allmähliche Zunahme des ursprünglichen Winkels um mindestens 6° statt. Die hierdurch zu Stande kommende Divergenzenreihe stimmt folglich mit derjenigen von *Pandanus utilis* in allen wesentlichen Punkten überein, nur haben im letztbesprochenen Falle die sämmtlichen Glieder der Reihe einen um 1—2 Einheiten höheren Werth. Überdies ist mir nicht bekannt, ob im weiteren Verlauf des Wachsthums hier ebenfalls wieder eine Abnahme erfolgt, wie dies bei *P. utilis* zum Mindesten als wahrscheinlich anzunehmen ist.

Was nun noch die Ursachen der besprochenen Divergenzänderungen und der damit zusammenhängenden Torsionen anbelangt, so ist zunächst zu bemerken, dass das in meiner Theorie der Blattstellungen benutzte Princip der Dachstuhlverschiebungen

[1]) Morphologische Studien, I, S. 44.

hier eigentlich nur mit dem Vorbehalt anwendbar ist, dass ein Gleiten auf den schiefen Contactflächen der Einer- und Zweierzeile nicht stattfinde. Überdies ist meine frühere Angabe, dass die Blätter sich auch auf den Dreierzeilen berühren, dahin zu berichtigen, dass dies wohl für den älteren Stamm, nicht aber für die Scheitelregion zutrifft. Die Figuren 3—5 zeigen deutlich, dass hier nur die Einer- und Zweierzeilen Contactlinien sind. In dieser Region ist auch nicht das Dickenwachsthum, sondern — wie auf Längsschnitten zu sehen — die Streckung vorwiegend; es wirkt demgemäss ein longitudinaler Zug. Der Dachstuhl zeigt in Folge dessen die bekannte Verschiebung des Giebels nach der Seite des kürzeren Sparrens, womit auch die mit der Grundspirale gleichsinnige Neigung der Dreierzeilen gegeben ist.

Aber allerdings ist bei dieser Betrachtungsweise eine dritte Contactlinie, die thatsächlich vorhanden ist, ausser Acht gelassen; es ist dies die Einerzeile des langen Weges, auf welcher, wie Fig. 3 zeigt, die Blattränder mehr oder weniger übereinander greifen. Dieser lange Weg der Einerzeile bildet also mit dem kurzen einen besonderen Dachstuhl, der für sich allein eine entgegengesetzte Giebelverschiebung zeigen müsste. Mit dem vorhin betrachteten Hauptdachstuhl der Einer und Zweier combinirt, wirkt jedoch diese dritte Contactlinie nur wie eine Strebe, welche die Mitte des längeren Sparrens mit dem Fusspunkte des kürzeren verbindet. Durch eine solche Strebe wird für den Hauptdachstuhl der Betrag der Verschiebung zwar etwas herabgesetzt, aber die Richtung derselben bleibt unverändert. Als Gesammtwirkung ergiebt sich also jedenfalls eine Vergrösserung der Divergenzen.

Wahrscheinlich ist aber noch ein anderer Vorgang in demselben Sinne wirksam, nämlich die nachträgliche Verbreiterung der Blattbasen. Die jüngsten Blattanlagen, denen man auf Scheitelansichten begegnet, sind nämlich im Querschnitt herzförmig (Fig. 5), etwas weiter entwickelte während längerer Zeit V-förmig (Fig. 4 u. 5). In diesem letzteren Stadium umfassen die beiden Schenkel des V zwei von den drei Seiten eines dreikantigen Prismas. Später verbreitern sich aber die Basalpartien der Blätter noch mehr; sie umscheiden jetzt fast den ganzen Stamm; bei *Pandanus utilis* greifen die Ränder sogar ziemlich weit übereinander. Die Blatthälften schieben sich also wie Keile zwischen den beiderseitigen Contactflächen vor; sie gleiten auf

diesen Flächen und erfahren dabei einen grösseren oder geringeren Widerstand. Wäre dieser Widerstand, der wie eine zurückstossende Kraft wirkt, für die beiden Ränder eines Blattes gleich gross, so müssten die Wirkungen sich gegenseitig aufheben und eine Torsion käme nicht zu Stande. So ist es in der That bei quirlständigen Blättern mit symmetrischer Ausbildung der Blatthälften. Die Spiralstellung bei *Pandanus* dagegen bringt es mit sich, dass die kathodische Hälfte der Blattspreite einen anderen Widerstand zu überwinden hat als die anodische. Um dies einzusehen, ist es nothwendig, die Contact- und Gleitflächen etwas näher zu betrachten.

Wir gehen zu diesem Behufe von einem bestimmten Blatte aus. Es sei dies Blatt 2, die Numerirung von unten nach oben fortschreitend gedacht. Das nächstobere Blatt ist also 3, das zweitobere 4 u. s. w. Dann gleitet die Innenfläche des Blattes 2 mit ihrer anodischen Hälfte auf Blatt 3, mit der kathodischen auf Blatt 4, und da das ältere Blatt, wie aus Fig. 5 zu entnehmen, in der Scheitelregion auch das grössere ist und demgemäss eine breitere Reibungsfläche darbietet, so kommt auf der anodischen Seite ein stärkerer Widerstand zur Geltung als auf der kathodischen, d. h. Blatt 2 wird beim Vorschieben seiner Ränder von Blatt 3 mit grösserer Kraft gehemmt und gleichsam zurückgestossen als von 4. Der seitliche Abstand zwischen 3 und 4 nimmt in Folge dessen zu, die Divergenz wird gesteigert.

In gleichem Sinne wirken auch die Widerstände, welche das Blatt 2 an seiner Aussenfläche zu überwinden hat. Hier gleitet die anodische Seite auf 0, die kathodische auf 1; der Widerstand ist folglich auf der ersteren grösser, weil das ältere Blatt auch hier das breitere ist.

Da nun alle Blätter der Scheitelregion, so lange sie noch in die Breite wachsen, sich ähnlich verhalten wie Blatt 2, so ist damit ein weiteres Moment zur Vergrösserung der Divergenzen gegeben.

In gewissem Sinne lässt sich freilich auch dieses Moment einfach als besonderer Factor in die Dachstuhlverschiebungen einfügen. Man braucht zu diesem Behufe bloss die oben erwähnte Bedingung, dass ein Gleiten auf den Contactflächen nicht stattfinden dürfe, fallen zu lassen. Aber natürlich bleibt die Wirkung des Gleitens auch bei dieser Betrachtungsweise eine Frage für

sich, die in den bekannten Verschiebungsgesetzen nicht inbegriffen ist.

Es erübrigt jetzt noch, die kleine Abweichung von der $\frac{1}{3}$-Stellung zu erörtern, die bei verschiedenen *Pandanus*-Arten schon im Stadium des Hervortretens neuer Blattanlagen zu beobachten ist. Ich will indessen gleich bemerken, dass ich hierüber mehr nur Vermuthungen als eine wirkliche Erklärung zu bieten vermag.

Wären die Blätter asymmetrisch, so läge hierin, wie Schumann[1]) mit Recht betont, ein wirksames verschiebendes Moment; allein eine gesetzmässige Asymmetrie, die bei sämmtlichen Blättern in immer gleicher Weise hervorträte, habe ich bei *Pandanus* nicht constatiren können. Deshalb halte ich die Angabe Schumann's, alle Pflanzen mit 3 gewundenen Zeilen haben asymmetrische Spreiten und zwar „liegen die breiteren Blattstücke auf der kathodischen Seite" für eine zu weit gehende Verallgemeinerung.

Die in Rede stehende Abweichung kann hiernach durch die Asymmetrie der Blattformen nicht erklärt werden. Es giebt aber noch eine andere Asymmetrie, deren Einfluss in manchen Fällen unzweifelhaft feststeht und die daher auch in unserer Frage Beachtung verdient, ich meine die Asymmetrie der Contact- und Druckverhältnisse in Bezug auf das jüngste hervorsprossende Blatt. Angenommen, dieses Blatt sei mit 5 beziffert, so steht seine kathodische Hälfte im Contact mit dem nächstunteren Blatt 4, die anodische dagegen mit dem zweitunteren, welches die Nummer 3 trägt. Dieses letztere ist natürlich tiefer inserirt als Blatt 4; es drückt folglich auf das jugendliche Blatt 5 mit einem Flächentheil, welcher weiter vom Insertionspunkt entfernt ist als der entprechende Theil von 4. Darum ist seine Schubwirkung auch die schwächere, Blatt 4 gewinnt die Oberhand und drückt die Anlage 5 in anodischer Richtung um ein Weniges seitwärts oder, was auf dasselbe herauskommt, begünstigt in dieser Richtung die Verbreiterung der jungen Anlage. Die Divergenz wird also um eine Kleinigkeit vergrössert.

Sofern nun noch die Divergenzabnahme am älteren Stamm, wie kaum zu bezweifeln, sich bestätigen sollte, wäre auch hierfür eine causale Erklärung zu suchen. Ohne genauere Kenntniss der Wachsthumsverhältnisse in der betreffenden Region sind je-

[1]) Schumann, Morphologische Studien, I, S. 8, 33 und anderwärts.

doch die hierzu erforderlichen Anhaltspunkte nicht leicht zu ermitteln. Ich beschränke mich deshalb auf die Vermuthung, dass hier der für die V-förmigen Blattbasen neu hinzukommende und leicht zu constatirende Contact auf den Dreierzeilen den Ausschlag geben dürfte.

2.

Cyperus.

Zu den Pflanzen mit drei gewundenen Blattzeilen gehören bekanntlich auch verschiedene *Cyperus*-Arten, von denen insbesondere *Cyperus Papyrus* und *alternifolius* diese Stellung im Schopfe sehr ausgeprägt zeigen. Die Übereinstimmung mit *Pandanus* ist überdies auch in anderen Punkten so auffallend, dass mit grosser Wahrscheinlichkeit auch dasselbe entwicklungsgeschichtliche Verhalten von vornherein erwartet werden darf. Es ist daher nur als consequent zu bezeichnen, wenn Schumann (a. a. O., S. 45) auch hier jede Torsion in Abrede stellt und die beobachteten Abweichungen von der $\frac{1}{3}$-Divergenz von Anfang an als gegeben erachtet.

Dieser Auffassung gegenüber kann ich dagegen auf Grund wiederholter Untersuchung meine schon früher[1]) ausgesprochene Ansicht, dass gerade hier Drehungen sicher vorkommen, nur bestätigen. Die Blätter stehen in der Gipfelknospe thatsächlich ziemlich genau nach $\frac{1}{3}$, zuweilen allerdings mit einigen Unregelmässigkeiten, aber doch nur mit ganz geringfügiger Abweichung der mittleren Divergenz von 120^0. Man braucht nur einen Querschnitt, unmittelbar über der Scheitelkuppe des Stammes geführt (Fig. 6), etwas näher anzusehen, um sich hiervon zu überzeugen. Im ausgebildeten Stadium dagegen steigt die Divergenz auf etwa 127—129^0. Die Zunahme beträgt also wiederum mindestens 6—8^0 pro Schritt und muss also nothwendig Torsionen verursachen.

Die Bestimmung der Bogengrösse, um welche das oberste Blatt des Schopfes in Folge der Torsion seitlich verschoben wird, kann hier durch einfache Multiplikation geschehen. Es sind im Ganzen (bei *C. alternifolius*) etwa 14 Blätter vorhanden,

[1]) Mechanische Theorie der Blattstellungen, S. 34.

von denen jedes eine Drehung von etwa 8° erfährt. Das macht für das oberste Blatt $14 \cdot 8 = 112°$.

Die Wachsthumsvorgänge, welche diese Torsionen herbeiführen, sind von ähnlicher Natur wie bei *Pandanus*, nur dass die Blätter sich hier an der Basis nicht verbreitern. Ein Vorbeischieben ihrer Ränder zwischen den darunter und darüber liegenden ist folglich ausgeschlossen. Aber auch bei *Cyperus* besteht in der Scheitelregion zunächst Contact auf der Einer- und Zweierzeile und die Vergleichung von Längsschnitten durch die Knospe mit dem fertigen Zustand ergiebt ferner, dass in der Region des Schopfes vorwiegendes Längenwachsthum (Streckung) stattfindet. Der Dachstuhl erfährt demgemäss wiederum eine seitliche Verschiebung in der Richtung nach dem kürzeren Sparren, d. h. die Divergenzen auf der Grundspirale nehmen zu und die Dreierzeilen neigen sich mehr und mehr, ganz wie bei *Pandanus*.

Streng genommen besteht allerdings auch hier noch ein fernerer Contact, wenn auch nur für den äussersten Blattrand, auf der Einerzeile des langen Weges, welche letztere demnach mit der Einerzeile des kurzen Weges einen besonderen Dachstuhl bildet. Da jedoch der Giebelwinkel dieses Dachstuhls erheblich grösser ist als bei dem vorhin betrachteten, so ist sein Ausschlag — wie bei *Pandanus* — jedenfalls nur gering und kann daher vernachlässigt werden. Wer sich für die genauere Bestimmung der Ausschlaggrössen mit Zirkel und Lineal interessirt, hat den Hauptdachstuhl so zu construiren, dass die Mitte des längeren Sparrens mit dem Fusspunkte des kürzeren durch eine Strebe verbunden ist.

Ist in Folge der Streckung das oben bezeichnete Maximum der Torsion erreicht, so tritt Stillstand ein; eine rückläufige Bewegung kommt hier nicht zu Stande. In diesem Punkte und ebenso in Bezug auf die bestimmte Abgrenzung des gedrehten Stengelstückes liegen die Dinge bei *Cyperus* wesentlich einfacher als bei *Pandanus*.

Von den übrigen Cyperaceen habe ich nur *Cladium Mariscus* und einige Arten von *Carex*, *Scirpus* und *Eriophorum* untersucht. Die Mehrzahl derselben besitzt dreikantige Halme, wobei indess die Kanten nur nach oben scharf hervortreten, während sie

basalwärts mehr oder weniger abgestumpft sind. Es ist dies der herrschende Typus der Familie. Die Blätter stehen bei diesen kantigen Formen am Stammscheitel ebenfalls in 3 Orthostichen und liefern im Querschnitt häufig, so z. B. bei sämmtlichen *Carex*-Arten, ein Bild, das demjenigen von *Cyperus* täuschend ähnlich sieht. Doch liegt hierin kein durchgreifender Zug; auf *Eriophorum* erstreckt sich z. B. diese Ähnlichkeit nicht. Aber gemeinsam ist allen nicht zu *Cyperus* gehörigen Vertretern dieses Typus die Eigenthümlichkeit, dass die nachträgliche Drehung unterbleibt. Nennenswerthe Abweichungen von der $\frac{1}{3}$-Stellung kommen daher in der Laubregion auch später nicht vor; die Dreierzeilen bleiben ungewunden.

Dagegen ordnen sich in manchen mir bekannten Fällen die Schuppen der Rhizome, weil die Querschnittsform ihrer Scheitelregion eine kreisförmige ist, und ebenso die Scheiden am Grunde stielrunder Halme, wie sie z. B. bei *Cladium Mariscus* und *Scirpus lacustris* vorkommen, nicht nach $\frac{1}{3}$, sondern annähernd nach $\frac{2}{5}$. Wirklich cylindrische Stammscheitel mit $\frac{1}{3}$-Stellung habe ich bis dahin überhaupt nicht kennen gelernt. Die Angabe Schumann's[1]), „auch die Cyperaceen mit runden Stengeln haben ganz dieselbe oder eine ähnliche Blattstellung wie die mit kantigen Axen", trifft daher für die untersuchten Fälle nicht zu. Diese scheinen mir im Gegentheil die Vermuthung zu rechtfertigen, dass die $\frac{1}{3}$-Stellung, gleichviel ob mit oder ohne nachträgliche Torsion, nur bei dreikantigen Stengeln zu finden ist. Die Beispiele, die man gewöhnlich für dieses Stellungsverhältniss citirt: Infloreszenzaxen bei *Canna*, Laubtriebe von *Alnus*, z. Th. auch bei *Corylus*, dreikantige Cacteen u. s. w. sprechen sämmtlich zu Gunsten meiner Vermuthung.

Bei *Cladium Mariscus* geht die normale Blattstellung des Rhizoms an dem Punkte, wo dasselbe nach oben umbiegt und grüne Laubblätter erzeugt, in die $\frac{1}{3}$-Stellung über (Fig. 7 u. 8). Hier besitzt aber auch der Stammscheitel dieselbe abgerundet-dreikantige Form (Fig. 8) wie bei *Cyperus* und *Carex*. Der Übergang vollzieht sich an jungen Trieben mit übereinander gerollten Blättern so rasch, dass ein und derselbe Querschnitt von etwa 0,5 mm Dicke auf der Oberseite den Scheitel mit den 3 radialen

1) Schumann, Morphologische Studien I, S. 8.

Blattzeilen, auf der Unterseite den kreisrunden Centralcylinder des Rhizoms mit zahlreichen Gefässbündeln zeigt. Der Zusamenhang zwischen Stammform und Blattstellung ist hiernach zweifellos. Ein volles Verständniss der dabei obwaltenden Causalbeziehungen ist aber mit dem blossen Nachweis dieses Zusammenhanges noch nicht gewonnen. Am nächsten liegt wohl die Annahme, dass die zweckmässige Gestaltveränderung der Blätter beim Übergang in die Laubregion das Primäre und alles Übrige die Folge davon sei. — Die stielrunde Form des fertigen Halms kommt bei *Cladium* durch Wachsthumsvorgänge zu Stande, welche nach der Anlegung der Blätter stattfinden.

An *Carex*-Rhizomen lässt sich die Blattstellung im ausgebildeten Zustande nicht immer leicht bestimmen, weil die scheidigen Niederblätter häufig in Fasern aufgelöst sind und dann die Mittellinie kaum noch erkennen lassen. Querschnitte durch Rhizomknospen zeigen dagegen auf's Deutlichste, dass die Divergenz, abgesehen von den 2 bis 3 ersten Blättern der Axillarknospen, welche Übergangsstellungen einnehmen, gewöhnlich $\frac{1}{3}$ beträgt. So z. B. bei *Carex Goodenoughii* Gay, *C. hirta, C. acuta* u. a. Mit dieser Anordnung in drei Orthostichen ist aber auch die gerundet-dreikantige Form der Stammspitze unfehlbar gegeben.

Die Rhizome von *Carex arenaria* und *C. alba* zeigen in der Regel $\frac{1}{2}$-Stellung, die uns aber hier nicht weiter interessirt.

3.

Dreikantige Cacteen.

Wenn ich im Folgenden noch einige Beobachtungen an dreikantigen Cacteen mittheile, so geschieht es nur im Hinblick auf die mit dieser Form zusammenhängende Anlegung der Blätter in drei Zeilen, wodurch eine gewisse Übereinstimmung mit den unter 1. und 2. besprochenen Pflanzen gegeben ist. Diese längst bekannte Besonderheit war es auch, die mich veranlasste, einige hierhergehörige *Cereus*- und *Phyllocactus*-Arten zur Vergleichung herbeizuziehen. Allein bei näherer Betrachtung zeigte sich bald, dass das Querschnittsbild der Scheitelregion bei diesen Xerophyten ein vollständig abweichendes ist und mit demjenigen von *Pandanus* und *Cyperus* ausser der $\frac{1}{3}$-Stellung kaum

noch irgend einen Zug gemein hat. Mit *Cladium*, *Carex* und *Eriophorum* theilen sie nur noch die negative Eigenschaft, dass eine nachträgliche Drehung der Dreierzeilen nicht stattfindet.

Wie aus Fig. 1 und 2 sofort zu ersehen, stehen bei den genannten Pflanzen die jungen Blätter in 3 Orthostichen, die zugleich Contactlinien sind. Die Kanten oder Rippen, welche am fertigen Stamm die Blattkissen tragen, treten erst etwas später hervor. In dieser Beziehung kann ich die hierauf bezügliche Bemerkung auf S. 48 meiner Blattstellungstheorie nur bestätigen. Auf einen anderen Umstand jedoch, den ich früher übersehen hatte, weil er an mehrkantigen Formen nicht deutlich genug oder vielleicht gar nicht zur Geltung kommt, bin ich durch die wiederholte Untersuchung zum ersten Mal aufmerksam geworden; es ist dies das Fehlen eines seitlichen Contactes zwischen den jungen Blattanlagen, die allerjüngsten nicht ausgenommen — eine Eigenthümlichkeit, die ich bis dahin sonst nirgends beobachtet habe. Die Sache flösste mir anfangs einiges Misstrauen ein, allein Querschnitte, wie die in Fig. 1 und 2 abgebildeten, lassen meines Erachtens eine andere Deutung, als die eben gegebene, nicht zu.

Was folgt nun aus diesem Verhalten? Jedenfalls soviel, dass im vorliegenden Falle die Rippenbildung, obschon sie unterhalb der obersten Blattanlagen beginnt, einen bestimmenden Einfluss auf die Vorgänge am Scheitel ausübt. Es sieht ganz so aus, als ob hier die Vorstellung Naumann's[1]), die verticalen genetischen Linien betreffend, thatsächlich verwirklicht sei, allerdings mit der Einschränkung, dass die Zahl dieser Linien nicht constant bleibt. Zwischen den drei Rippen kann z. B. plötzlich eine vierte auftreten, womit dann natürlich auch eine Änderung der Blattstellung verknüpft ist. Ebenso kann eine der Rippen mit einem bestimmten Blattkissen aufhören u. s. w. Übergänge dieser Art kommen bei *Cereus* keineswegs selten vor.

Eine Erklärung der aussergewöhnlichen Stellungsverhältnisse liegt natürlich in diesen Andeutungen nicht: die Causalbeziehungen bleiben dunkel. Übrigens sei hier nochmals bemerkt, dass bis dahin das Fehlen des seitlichen Contactes nur für die dreikantigen Formen sicher nachgewiesen ist; für die

[1]) Naumann, Über den Quincunx. 1845.

mehrkantigen habe ich zuverlässige Belege für ein übereinstimmendes Verhalten nicht gewinnen können. Dagegen füge ich noch bei, dass die cactusähnlichen Euphorbien in Bezug auf die Stellung der jüngsten Blattanlagen keinerlei Besonderheiten aufweisen, sondern die bei Dicotylen gewohnten Scheitelansichten liefern. Die Blätter sind hier auch erheblich grösser und breiter als bei den Cacteen.

4.

Bilden die Stellungen in gewundenen Zeilen eine natürliche Gruppe?

In meiner Theorie der Blattstellungen glaube ich nachgewiesen zu haben, dass die verschiedenen Reihen von Coordinationszahlen, welche daselbst nach L. und A. Bravais aufgeführt sind, nicht bloss eine arithmetische, sondern zugleich eine mechanische und entwicklungsgeschichtliche Bedeutung besitzen; sie stellen gleichsam die Geleise dar, auf welchen das Vorrücken der Contactzeilen in Folge überwiegenden Dickenwachsthums oder beim Kleinerwerden der Organe sich vollziehen muss. Unter den Braun'schen Reihen dagegen finden sich nicht bloss solche, welche mit Bravais'schen identisch sind, sondern auch zahlreiche andere, die durch irgend eine arithmetische Operation von jenen abgeleitet wurden und denen die vorhin erwähnte mechanische Bedeutung nicht zukommt.

Zu den letztgenannten Reihen gehören nun auch diejenigen, welche Al. Braun[1]) für die Stellungen in gewundenen Zeilen aufführt; die hier aneinander gereihten Divergenzen sind weiter nichts als Übergangswerthe zwischen zwei successiven Gliedern der Hauptkette. So beginnt z. B. die Reihe

$$\frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{4}{11}, \frac{5}{14}, \frac{6}{17}, \frac{7}{20}, \frac{8}{23}, \frac{9}{26}, \frac{10}{29} \cdots \frac{1}{3},$$

welche die bei *Pandanus* und *Cyperus* vorkommenden Divergenzen enthält, auf der linken Seite mit $\frac{2}{5}$ und endet auf der rechten mit $\frac{1}{3}$. Und so oft in der Natur Abstände, die annähernd $\frac{1}{3}$ betragen, zeitlich durch Wachsthum oder räumlich durch Kleinerwerden der Organe eine allmähliche Zunahme erfahren, bis sie

[1]) Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen, S. 306.

endlich den Werth $\frac{2}{5}$ erreicht haben, kommen alle Glieder der Reihe nacheinander oder nebeneinander, und natürlich ebenso alle Zwischenwerthe, zur Geltung. Genau dasselbe trifft auch für beliebige andere Reihen dieser Art zu; es sind arithmetische Stufenleitern, welche in willkürlich gewählten Schritten von einem Gliede der Hauptkette zum benachbarten hinüberführen.

Einzelne Glieder dieser abgeleiteten Ketten, wie z. B. $\frac{4}{9}$, $\frac{5}{11}$, $\frac{6}{13}$, $\frac{7}{18}$ u. s. w. lassen sich übrigens auch in die eine oder andere der Bravais'schen Reihen einfügen und erhalten dann, wie ich gezeigt habe, die bekannte mechanische Bedeutung für das Vorrücken der Contactzeilen. Wählen wir z. B. die Reihe 5, 13, 18, 31, 29, 80 . . . so betragen die zugehörigen Divergenzen $\frac{2}{5}$, $\frac{5}{13}$, $\frac{7}{18}$, $\frac{12}{31}$. . . mit dem Grenzwerth 139°32′; das Glied $\frac{7}{18}$ schliesst sich hier an $\frac{2}{5}$ und $\frac{5}{13}$ an und entspricht, wie immer, der Bedingung, dass die 18er-Zeilen Orthostichen bilden. Ebenso sind bei dem folgenden Gliede $\frac{12}{31}$ die 31er-Zeilen als Orthostichen gedacht, u. s. f. Hierher gehörige Reihen sind ferner

Coordinationszahlen	2, 11, 13, 24, 37 . . .	
Divergenzen	$\frac{1}{2}$, $\frac{5}{11}$, $\frac{6}{13}$, $\frac{11}{24}$, $\frac{17}{37}$. . .	165°17′
Coordinationszahlen	3, 11, 14, 25, 39 . . .	
Divergenzen	$\frac{1}{3}$, $\frac{4}{11}$, $\frac{5}{14}$, $\frac{9}{25}$, $\frac{14}{39}$. . .	129°20′

Es will mir nun nicht recht einleuchten, dass gerade die verschiedenen Übergangswerthe, welche zwischen $\frac{1}{3}$ und $\frac{2}{5}$, $\frac{2}{5}$ und $\frac{3}{8}$, $\frac{3}{8}$ und $\frac{5}{13}$ u. s. w. liegen, eine besondere Signatur bilden und auf eine natürliche Verwandtschaft der bezüglichen Stellungen hinweisen sollen. Das kommt mir schon deshalb unwahrscheinlich vor, weil ja die Anfangs- und Endglieder der betreffenden Reihen, also die Brüche $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$ u. s. w. von diesem Verbande ausgeschlossen wären, da hier die gewundenen Zeilen zu Orthostichen werden. Die Besonderheit der Signatur könnte überhaupt nur in den mittleren Gliedern deutlich hervortreten. Ob dies wirklich der Fall, bedarf jedoch der näheren Prüfung.

Man kann in diesem Betreff ohne Weiteres zugeben, dass die Blattstellungen bei *Pandanus* und *Cyperus*, denen vielleicht noch andere Monocotylen sich anreihen, eine gewisse physiognomische Ähnlichkeit zeigen und auch entwicklungsgeschichtlich gemeinsame Züge aufweisen; allein damit dürfte die bestehende

Verwandtschaft so ziemlich erschöpft sein. Ich wüsste wenigstens nicht, welche weiteren Merkmale hier noch hinzuzufügen wären. Die Kennzeichen, welche Schumann als charakteristisch für die gewundenen Zeilen bezeichnet, nämlich 1. die Asymmetrie der Blätter und 2. die Homodromie der Zeilen mit der Grundspirale, lassen uns vollkommen im Stich. Denn gerade die ausgeprägtesten Fälle, die wir kennen gelernt haben — *Pandanus* und *Cyperus* — zeigen die erwähnte Asymmetrie nicht, ebensowenig *Carex* und die untersuchten Scirpeen. Und was die Gleichläufigkeit mit der Einerzeile betrifft, so ist dieselbe für den Habitus des Systems vollkommen bedeutungslos, obschon sie in geometrischer Hinsicht Beachtung verdient. Ausserdem darf nicht übersehen werden, dass die Fünfer und Siebener, wenn sie bei geradem Verlaufe die Divergenzen $\frac{2}{5}$ und $\frac{2}{7}$ ergeben, als „gewundene" Zeilen der Grundspirale entgegengesetzt verlaufen.

Die fernere Angabe Schumann's[1]), dass die gewundenen Zeilen zugleich die sinnfälligsten seien, wofür als Beispiel die Stellung nach $\frac{7}{18}$ angeführt wird, ist nur unter bestimmten Voraussetzungen richtig. In unserem Schema (Fig. 9) ist dies z. B. nicht der Fall, weil hier die Zweier und Dreier Contactlinien sind und als solche deutlicher hervortreten als die „gewundenen" Fünfer. Die letzteren verlaufen übrigens, wie bereits erwähnt, zur Grundspirale antidrom. — Aus dem Verlauf der Schrägzeilen in Fig. 9 ist ferner zu ersehen, dass das Gewundensein hier kaum anders in die Erscheinung tritt als bei beliebigen Stellungen der Hauptkette. Dies gilt auch für die übrigen Divergenzen, welche nach Braun mit $\frac{7}{18}$ dem allgemeinen Ausdruck $\frac{2n+1}{5n+3}$ entsprechen. Am augenfälligsten müssen in jedem System immer diejenigen Parastichen zur Geltung kommen, welche zugleich steile Contactlinien sind. Und da dieser Bedingung in sehr verschiedener Weise genügt werden kann, so sind gewundene Zeilen weder an ein bestimmtes System, noch an eine bestimmte Blattform gebunden. Ausserdem verdient hervorgehoben zu werden, dass die Windungen nur bei den besprochenen Dreierzeilen vorwiegend durch Torsion entstehen, bei den meisten anderen dagegen (*Sedum sexangulare* und *reflexum*

[1]) Morphologische Studien, S. 16.

mit 7 schiefen Zeilen u. s. w.) mit der ursprünglichen Anordnung gegeben sind. Die gewundenen Zeilen bilden daher nach meinem Dafürhalten in keiner Beziehung eine morphologisch bedeutsame Gruppe.

Im Anschluss an die eben erwähnten Stellungsverhältnisse $\frac{7}{18}$, $\frac{9}{23}$, $\frac{11}{28}$ u. s. w. lässt Schumann noch eine allgemeine Erörterung über die Berechnung der Divergenzen nach der „Braun'schen Methode" folgen. Er kommt dabei (S. 19) zu dem Schluss, dass Al. Braun „sich bei der Festsetzung einiger solcher Werthe wohl geirrt haben dürfte." Dieser Vorwurf, der auf S. 79 wiederholt wird, giebt mir Veranlassung zu einer Bemerkung, weil derselbe sich nur auf die unsichere Voraussetzung einer bestimmten Berechnungsweise stützt und schon deshalb nicht wohl als hinreichend motivirt zu erachten ist. Denn wie in den beanstandeten Fällen die Rechnung ausgeführt wurde, ist nicht gesagt. Man braucht ja nicht immer dasselbe Verfahren einzuschlagen; ich habe z. B. nie nach der hier erwähnten Braun'schen Methode gerechnet. Wir können uns aber andererseits leicht überzeugen, dass Braun diejenigen Stellungen, welche nach den Abbildungen controlirt werden können, richtig bezeichnet hat. So liegt z. B. bei dem auf Taf. XXVIII, Fig. 6 seiner bekannten Abhandlung veranschaulichten Kätzchen von *Corylus tubulosa* die Divergenz $\frac{13}{31}$ (nicht $\frac{12}{31}$) wirklich vor. Hier kreuzen sich nämlich die 5er- und 7er-Zeilen nahezu rechtwinklig, und man gelangt zu dem nächstoberen Blatt a' derselben Orthostiche, indem man drei Schritte auf der 7er- und hierauf zwei Schritte auf der 5er-Zeile macht. Daraus berechnet sich in der That eine Divergenz von $\frac{13}{31}$. Wir haben es hier mit der Bravais'schen Reihe 2, 5, 7, 12, 19, 31 . . . zu thun, zu welcher die Divergenzen $\frac{1}{2}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{7}$, $\frac{3}{7}$, $\frac{5}{12}$, $\frac{8}{19}$, $\frac{13}{31}$. . . mit dem Grenzwerth $151^0 8'$ gehören.

5.

Allgemeine Bemerkungen über Torsionen wachsender Sprosse.

Nachdem ich im Vorhergehenden einige Punkte besprochen, die sich auf die Stellungen in gewundenen Zeilen beziehen, glaube ich zum Schluss noch eine kurze Bemerkung über Torsionen im

Allgemeinen, soweit sie von Druckwirkungen seitlicher Organe herrühren, hinzufügen zu sollen. Schumann lässt nämlich ziemlich deutlich durchblicken, dass er die Annahme seitlicher Verschiebungen im Verlaufe der Entwicklung eines Organsystems nicht für geboten erachte. So z. B. auf S. 29 seiner morphologischen Studien, wo er sagt: „Es ist mir an Neubildungen erzeugenden Sprossspitzen nicht gelungen, Torsionen überhaupt bis jetzt nachzuweisen.“ Derselbe Gedanke kommt ferner auf S. 79 zum Ausdruck, wo er die Stellungen am Wassertrieb einer Hundsrose und eines Weissdorns bespricht und daran die Bemerkung knüpft, dass auch die von Teitz untersuchten, durch die drehende Wirkung der Blattspuren verursachten Verschiebungen „keineswegs nothwendig sind“. Desgleichen auf S. 103, wo das Endergebniss mitgetheilt wird.

Es geht nun zwar aus den citirten Stellen nicht hervor, in welchem Umfange der Autor seinen negativen Standpunkt zu vertreten geneigt ist. Der Leser wird aber doch leicht den Eindruck gewinnen, dass die in Rede stehenden Äusserungen sich auch gegen die Verschiebungen richten, welche in meiner Theorie der Blattstellungen den Ausgangspunkt der Betrachtung bilden. Und da gerade dieses Capitel, wie ich glaube, mit mathematischer Strenge durchgeführt ist und für das Verständniss des so häufigen Vorrückens der Contactzeilen durch Kleinerwerden der Organe die Grundlage bildet, so halte ich es für angezeigt, die Nothwendigkeit seitlicher Verschiebungen auch bei diesem Anlass zu betonen, wie ich es bereits einmal einem anderen Autor gegenüber gethan habe[1]). Dabei lege ich das Hauptgewicht nicht etwa auf die zickzackförmigen Bewegungen, wie sie bei starren, formbeständigen Organen vorkommen, sondern nur auf die Mittellinie, welche zwischen den Ecken des Zickzacks hindurch geht, weil dieselbe von der Grösse der Schwingungen unabhängig ist (man vergleiche die Tafel zu der in der Anmerkung citirten Mittheilung). Auch diese Mittellinie ist stets eine Kurve, welche der Ordinate für den Grenzwerth sich asymptotisch nähert und daher immer mehr oder weniger schief verläuft. Eine longitudinale, der Axe parallel gehende Verschiebung ist im Allgemeinen gar nicht möglich. Es muss also Drehung stattfinden.

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1883, S. 741; diese Sammlung, S. 105.

Aber selbstverständlich sind seitliche Verschiebungen dieser Art immer nur bei Objecten zu erwarten, welche während ihrer Entwicklung eine Stauchung oder Streckung erfahren, wobei der Winkel zwischen den Contactzeilen — den Sparren des wirksamen Dachstuhls — grösser oder kleiner wird. Dieser Anforderung genügen die Köpfchen der Compositen, die Laubtriebe der Coniferen u. s. w. theilweise in ziemlich ausgiebigem Maasse, während z. B. Fichtenzapfen und *Dipsacus*-Köpfe gerade keine günstigen Objecte sind. Immerhin hält es nicht schwer, Fälle von Divergenzänderungen im Verlaufe des Wachsthums zweifellos festzustellen, wenn nicht an einem und demselben Object, so doch durch Combination verschiedener Objecte ungleichen Alters, deren Vergleichbarkeit vorher erwiesen wurde.

Nach dieser Methode erhaltene Zahlenwerthe habe ich bereits in der oben citirten Veröffentlichung mitgetheilt. Hier bemerke ich nur, dass die Verschiebung pro Divergenz keineswegs gross zu sein braucht, um einen augenfälligen Effect hervorzurufen. Nehmen wir z. B. an, die beobachtete Zu- oder Abnahme betrage bloss $\frac{5}{13} - \frac{13}{34}$, also $138^0\ 28' - 137^0\ 39' = 49$ Minuten, so zeigt das Organsystem im Niveau des 100. Blattes eine Torsion von 100,49 Minuten $= 81^0\ 40'$. Selbst wenn die Divergenzänderung nur 20 Minuten erreichte, wäre die seitliche Verschiebung des 100. Blattes immer noch nennenswerth, nämlich $= 33^0$. Daraus folgt doch wohl, dass das Spiel des Dachstuhls, den die Contactzeilen bilden, nicht leicht ohne Drehungen ablaufen kann.

Was nun noch die von Teitz untersuchten Torsionen nach Aufhebung des Contactes betrifft, so handelt es sich hier meist um Divergenzen, welche in der Knospe auf etwa $\frac{5}{13} = 138^0\ 28'$ zu veranschlagen sind, während sie später ziemlich genau $\frac{3}{8}$ oder $\frac{2}{5}$ betragen. Der Unterschied erreicht im einen Fall etwa $3\frac{1}{2}{}^0$, im andern sogar $5\frac{1}{2}{}^0$ pro Schritt. Das ist meines Erachtens vollkommen genügend, um die stattgefundene Verschiebung mit Sicherheit constatiren zu können.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX.

Fig. 1. *Cereus principis.* Querschnitt, dicht unter dem Stammscheitel geführt. Man sieht, dass ein seitlicher Contact zwischen den jungen Blattanlagen nicht vorhanden ist. Die von den Blättern abgehenden Haare sind nur angedeutet. Vergrösserung 40 fach.

Fig. 2. *Cereus speciosissimus.* Querschnitt, dicht unter dem Stammscheitel geführt. Stimmt in allen wesentlichen Punkten mit Fig. 1 überein. Vergr. 40 fach.

Fig. 3. *Pandanus utilis.* Querschnitt durch die Endknospe eines etwa 8—10 jährigen Stammes, etwa 1 mm über dem Stammscheitel geführt. Die inneren Blätter stehen ziemlich genau in 3 Radialreihen, die mehr nach aussen gelegenen, mit *0* bis *6* bezifferten dagegen in gewundenen Zeilen. Vergr. 4 fach.

Fig. 4. *Pandanus utilis.* Mittlerer Theil des in Fig. 3 abgebildeten Querschnittes bei stärkerer Vergrösserung. Die Blätter sind hier V-förmig, lassen aber eine gesetzmässige Asymmetrie nicht erkennen. Vergr. 15 fach.

Fig. 5. *Pandanus pygmaeus.* Querschnitt durch einen etwa 1 jährigen Axillartrieb, in der Höhe des Stammscheitels geführt. Blatt *6* ist noch herzförmig, alle älteren Blätter V-förmig, aber nicht asymmetrisch. Vergr. 30 fach.

Fig. 6. *Cyperus alternifolius.* Querschnitt durch einen jungen, ca. 3 cm langen Trieb, etwa 0,5 mm über dem Stammscheitel geführt. Blätter sämmtlich V-förmig, zuweilen wohl etwas asymmetrisch, aber nicht in gesetzmässiger Weise; die Anordnung derselben durch Bezifferung der Mittellinien angedeutet. Vergr. 30 fach.

Fig. 7. *Cladium Mariscus.* Querschnitt durch einen Laubspross, dicht über dem Stammscheitel geführt. Die inneren Blätter sind Laubblätter und stehen ziemlich genau nach $^1/_3$, die äusseren verlängerte Scheiden, zum Theil mit Übergangsstellungen. Das horizontale Rhizom zeigt annähernd $^2/_5$-Stellung. Vergr. 4 fach.

Fig. 8. *Cladium Mariscus.* Mittlerer Theil eines anderen Schnittes, dicht unter dem Stammscheitel geführt. Zeigt die abgerundet-dreikantige Form der jungen Halmanlage. Vergr. 15 fach.

Fig. 9. Schema der $^7/_{18}$-Stellung mit Contact auf der Zweier- und Dreierzeile.

IX.

Die jüngsten Entwicklungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1895, S. 645—663.

Hierzu Taf. X.

Zu den Einwänden, welche in neuerer Zeit gegen meine Theorie der Blattstellungen erhoben worden sind, gehört auch die Angabe, dass bei *Nymphaea, Nuphar* und *Victoria*, sowie bei verschiedenen anderen Pflanzen ein Contact zwischen den jüngsten Anlagen gar nicht bestehe, woraus dann weiter gefolgert wird, dass die zu Stande kommenden Stellungsverhältnisse durch innere Ursachen und nicht durch den Anschluss der neu hinzukommenden Organe an die vorhergehenden bedingt seien. In diesem Sinne hat sich namentlich Raciborski[1]) sehr bestimmt ausgesprochen, und da er in dem einen Punkte meine Darlegung nicht zutreffend findet, so hält er die ganze Theorie für unhaltbar. Er verwirft also kurzweg auch diejenigen Capitel, welche mit der Entwicklung der jungen Organe in keinem Zusammenhang stehen, sondern nur die Verschiebung vorgerückterer Stadien auf unzweifelhaften Contactlinien behandeln.

Nun bin ich zwar nicht geneigt, auf angebliche oder wirkliche Befunde an einigen wenigen Pflanzen ein grosses Gewicht zu legen; ich meine im Gegentheil, dass Untersuchungen über Blattstellungsfragen sich vor Allem mit denjenigen Objecten abzufinden haben, welche aus naheliegenden Gründen schon in den einschlägigen Arbeiten von Alexander Braun, L. und A. Bravais, Hofmeister u. A. vorzugsweise Gegenstand der

[1]) Flora, Jahrg. 1894, Bd. 78 und 79.

Beobachtung gewesen sind. Insbesondere verdienen in dieser Hinsicht die Köpfchen der Compositen und Dipsaceen, die Zapfen und Laubtriebe der Coniferen u. dgl. als vorzüglich geeignete Organsysteme hervorgehoben zu werden. Wer auch nur eines dieser Systeme, etwa die Sonnenblume, eingehend studirt hat, wird sich in seinen hierdurch gewonnenen Anschauungen durch gelegentliche Beobachtungen Anderer nicht leicht beirren lassen.

Da indess zwei der genannten Objecte, *Nuphar luteum* und *Nymphaea alba*, leicht zu beschaffen sind, so wollte ich doch nicht unterlassen, die Angaben Raciborski's, das Fehlen des Contactes in der Scheitelregion betreffend, einstweilen an diesen Beispielen zu prüfen. Dies geschah im Sommer 1894 an frischen Rhizomen, welche aus dem Tegeler See bei Berlin stammten. Als Ergebniss stellte sich, im Gegensatz zu den Beobachtungen Raciborski's, heraus, dass der Contact zwischen den jüngsten Blattanlagen bei *Nuphar* und *Nymphaea* in gleicher Weise besteht, wie ich es früher für *Helianthus, Dipsacus* und ähnliche Objecte beschrieben habe. Ich verweise namentlich auf die „Beobachtungen am Scheitel" in meiner Theorie der Blattstellungen, speciell auf die S. 49 mitgetheilten Befunde.

Die thatsächlichen Form- und Contactverhältnisse der jungen Anlagen am Rhizom von *Nymphaea alba* sind durch die Querschnittsansicht Fig. 2 auf Taf. X veranschaulicht. Die Blätter stehen in rechtsläufiger Spirale, mit Divergenzen der Hauptreihe, welche dem Grenzwerthe ziemlich nahe liegen. Auf den Dreierzeilen 5, 8, 11; 6, 9, 12 und 7, 10 besteht Contact, ebenso auf den Fünferzeilen 2, 7, 12; 3, 8; 4, 9; 5, 10; 6, 11. Der Scheitel war hier etwas eingesenkt und lag unversehrt in der Mitte des Schnittes.

Zwischen den vorgerückteren Blattanlagen sprossen dann allerdings schon frühzeitig zahlreiche Haare hervor, durch welche die Blätter mehr oder weniger auseinander gedrängt werden. Ihre Umrisslinien tangiren sich jetzt nicht mehr; allein die Druckwirkungen auf den Dreier- und Fünferzeilen sind damit keineswegs aufgehoben, denn die Haare stehen so dicht, dass sie die Lücken zwischen den Blättern vollständig ausfüllen und somit eine feste Zwischenmasse darstellen.

Nach dem Abfall der Haare, der schon in geringer Entfernung von der Scheitelregion erfolgt, nähern sich die Blattbasen wieder bis zur unmittelbaren Berührung, welche im ausgewachsenen Rhizom auf den nahezu rechtwinkelig gekreuzten Fünfer- und Achterzeilen stattfindet.

Ähnlich verhält sich *Nuphar luteum*, von welchem ein Querschnitt durch die Endknospe des Rhizoms in Fig. 3 abgebildet ist. Die jüngsten Blattanlagen, deren Umrisslinien bereits deutlich hervortreten — es sind die mit 3, 4 und 5 bezifferten — entsprechen in Form und Gruppirung dem bekannten Bilde gewöhnlicher Dicotylenscheitel. Blatt 3 steht mit 5 in Contact, und sofern 6 und 7 vielleicht ebenfalls junge Anlagen sind, was ich allerdings nicht mit Sicherheit behaupten kann, wären auch die Dreierzeilen 3, 6 und 4, 7 Contactlinien. Dass 2 und 5 kurz vor Herstellung des Präparates sich unmittelbar berührt haben müssen, ist zweifellos; jetzt sind sie aber durch die in der Entwicklung begriffenen Schleimhaare auseinander gedrängt. Dasselbe gilt von Blatt 1 in Bezug auf 3 und 4. Diese Haare bilden übrigens auch hier, wie bei *Nymphaea*, vermöge ihrer dichtgedrängten Stellung eine widerstandsfähige Zwischenmasse, die freilich nur kurze Zeit erhalten bleibt. Nach ihrem Verschwinden wird der unmittelbare Contact zwischen den Blattorganen wieder hergestellt.

Im Anschluss an *Nymphaea* und *Nuphar* wurden sodann noch verschiedene andere Pflanzen zur Vergleichung herbeigezogen, zunächst die von Schumann und Raciborski besprochene *Victoria regia*. Ich hatte mir dieselbe schon im Frühjahr 1894 zu verschaffen gesucht, allein die Keimpflanzen, die zu diesem Zwecke bestellt waren, gingen zu Grunde, bevor sie in meine Hände gelangten. Alte ausgewachsene Exemplare, wie sie Schumann vorlagen, schienen mir aber für die zu untersuchende Frage nicht die richtigen Objecte zu sein; denn um zuverlässige Bilder zu erhalten, ist vor Allem darauf Gewicht zu legen, dass die Stammspitze zur Anfertigung von Querschnitten geeignet sei und sich überdies im Stadium lebhaften Wachsthums befinde, welcher Anforderung wohl am besten durch die Wahl von Keimpflanzen entsprochen wird.

Eine solche Keimpflanze, die schon ziemlich erstarkt war, erhielt ich im Mai 1895 aus dem botanischen Garten in Ham-

burg. Ich verdanke dieselbe der Freundlichkeit des Hrn. Prof. Zacharias, dem ich hierfür auch an dieser Stelle meinen verbindlichen Dank ausspreche. Die Pflanze hatte bereits eine ansehnliche Zahl von Blättern entwickelt. Bei dem ältesten und grössten betrug der Durchmesser der Spreite 19, bei dem nächstfolgenden 17 cm; dann folgten kleinere in regelmässigen Abstufungen, zuletzt solche, welche sich noch in der Knospenlage befanden und von den Stipeln der tieferstehenden Blätter umschlossen waren.

Der innerste Theil der Knospe wurde nun durch successive Schnitte in mehrere Querscheiben zerlegt, von welchen in Fig. 1 die den Scheitel enthaltende abgebildet ist. Man sieht hier sofort, dass die Stellungs- und Contactverhältnisse nichts Besonderes darbieten; das Bild zeigt im Gegentheil — und zwar in ausgeprägt typischer Weise — die bekannte Physiognomie eines Dicotylenscheitels. Die Divergenzen entsprechen der Hauptreihe; Contact besteht auf den Zweier- und Dreierzeilen, theilweise auch auf der Grundspirale.

Vergleicht man diese Querschnittsansicht der Scheitelregion mit Fig. 8 der Raciborski'schen Mittheilung[1]), so stellt sich heraus, dass in dieser Figur keineswegs die „Ansatzstellen" der seitlichen Organe, wie der Autor angiebt, sondern höher gelegene Querschnittsformen, zum Theil sogar Scheitelansichten der jungen Blätter, veranschaulicht sind. Dadurch verliert die Figur jede Beweiskraft. Ich habe deshalb keine Veranlassung, die Einzelheiten derselben noch näher zu beleuchten, will aber nicht verhehlen, dass derartige Ungenauigkeiten, zumal in Punkten von principieller Bedeutung, in meinen Augen wenig vertrauenerweckend sind.

Ausser der beschriebenen Keimpflanze habe ich übrigens nachträglich noch ein altes, in Weingeist conservirtes Exemplar von *Victoria regia* untersucht, das mir mein verehrter College, Hr. Geheimrath Engler, freundlichst zur Verfügung gestellt hatte. Der Scheitel war hier deutlich eingesenkt, die Herstellung günstiger Präparate in Folge dessen erschwert. Die angefertigten Querschnitte waren denn auch thatsächlich etwas schief gerathen, zeigten aber auf der einen Seite normale

[1]) Flora, Jahrg. 1894, Bd. 78, S. 268.

Contactverhältnisse, die man füglich auch auf die andere, weniger günstig getroffene Hälfte übertragen darf. Ein principieller Unterschied zwischen jungen und alten Pflanzen, der ja auch von vornherein nicht zu erwarten war, besteht also thatsächlich nicht; aber es ist trotzdem unverkennbar, dass alte Exemplare für die Untersuchung der Contactverhältnisse weniger günstig sind als Keimpflanzen.

Was nun noch die zahlreichen weiteren Beispiele betrifft, welche nach Raciborski[1]) ebenfalls keinen Anschluss der jüngsten Anlagen an die vorhergehenden zeigen sollen, so sind das zum grossen Theil alte Bekannte, die ich wiederholt untersucht habe. Von manchen derselben liegen mir Ansichten der Scheitelregion vor, die mit der Camera aufgenommen und dann sorgfältig nach der Natur gezeichnet wurden. Es hätte daher keinen Zweck, dieselben von Neuem zu untersuchen. Nach meinen Beobachtungen besteht — von seltenen Anomalien abgesehen — immer Contact in dem von mir bezeichneten Sinne. Wenn andere Forscher das Gegentheil behaupten, so bleibt nur übrig, die Scheidung des Richtigen vom Unrichtigen der Zukunft zu überlassen. Ich verzichte darauf, die Einzelbefunde hier nochmals zu erörtern, da ich ja doch nur bereits Gesagtes wiederholen könnte; es genügt mir, meinen Standpunkt zu wahren.

Nur auf ein paar leicht controlirbare Beispiele, die ich bis dahin nicht speciell besprochen habe, glaube ich an dieser Stelle etwas näher eingehen zu sollen, und zwar in Berücksichtigung des Umstandes, dass dieselben zu den schlanken Vegetationskegeln gehören, von denen Frank[2]) so ziemlich allgemein behauptet, dass hier „die Anlagen der seitlichen Organe in regelmässiger Stellung ohne gegenseitigen Contact“ hervortreten. Es ist zunächst der Stammscheitel von *Elodea canadensis*, dessen Verhalten im Folgenden kurz geschildert werden soll. An diesem Object lässt sich mit aller Sicherheit nachweisen, dass die erwähnte Behauptung Frank's einzig und allein für die

[1]) Flora, Jahrg. 1894, Bd. 79, S. 105.

[2]) Lehrbuch der Botanik, Bd. I, S. 411. Auf derselben Seite wird auch angegeben, dass die Blattstellung bei den Gefässkryptogamen von der Theilungsweise der Scheitelzelle abhängig sei, was ebenfalls unzutreffend ist.

Orthostichen richtig ist, welche ja auch sonst nur selten Contactlinien sind, nicht aber für die Schrägzeilen, welche die benachbarten Glieder successiver Quirle enthalten. Auf diesen Schrägzeilen besteht zweifellos Berührung zwischen den einzelnen Gliedern, wie sich auf Flächenansichten, besonders beim Drehen des Scheitels unter dem Mikroskop, leicht constatiren lässt (Taf. X, Fig. 8, *a b c* eine Contactzeile). Die entgegengesetzten Angaben meiner Opponenten stützen sich, wie ich nicht bloss für *Elodea*, sondern auch für andere Objecte annehmen muss, nur auf longitudinale Profilansichten, welche über das Verhalten der Schrägzeilen keine Auskunft geben können.

Raciborski giebt allerdings an, dass er bei seinen Untersuchungen Mikrotomschnitte durch den Scheitel in gleicher Weise combinirt habe, wie man die Höhenkurven der Specialkarten zur Herstellung von Reliefs zu benutzen pflegt[1]). Ein solches Verfahren erscheint mir indessen bei den meisten Objecten schon wegen der Kleinheit der Anlagen gar nicht durchführbar, und die gänzlich unhaltbaren Ergebnisse, welche Raciborski auf diesem Wege an mir wohlbekannten Scheiteln erhielt, sind meines Erachtens Beweis genug, dass die von ihm versuchte Durchführung misslang. Ich frage mich aber, wie er es wohl angefangen, um z. B. bei der Sonnenblume die Mikrotomschnitte so herzustellen, dass sich daraus das Anschlussprofil auf den Contactlinien ableiten liess. Hier dürfte doch wohl etwas Selbsttäuschung in die Isohypsen hineinspielen.

Nach meinen Erfahrungen besteht die beste Methode für das Studium schlanker Scheitel darin, dieselben unter dem Mikroskop zu drehen und die jungen Anlagen sowohl in der Flächenansicht als im Profil zu zeichnen[2]). Unter Umständen empfiehlt es sich, Längsschnitte anzufertigen, um deutlichere Bilder zu erhalten. Bei Blüthenständen mit scheibenförmigem Receptaculum sind dagegen in erster Linie Schnitte parallel zur

[1]) Die betreffende Stelle lautet wörtlich: „Die Zeichnungen der auf einander folgenden Schnitte liefern uns in Isohypsen ein naturgetreues Bild der Verhältnisse an dem Stammscheitel.“

[2]) Dasselbe Verfahren empfiehlt sich auch für Florideen-Scheitel. Beobachtungen, die sich nur auf Längenprofile stützen, sind nicht als beweisend zu erachten.

Oberfläche und daneben Radialschnitte als zweckdienlich zu bezeichnen. An jungen Sonnenblumen von etwa 3 mm Durchmesser gelingt es sogar ziemlich leicht, Flächenschnitte durch die Randpartie zu erhalten, welche allen Anforderungen Genüge leisten.

Ausser *Elodea* habe ich noch *Hippuris vulgaris*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum proserpinacoides* und *Stratiotes aloides* näher untersucht und auf Flächenansichten durchgehends ähnliche Contactverhältnisse zwischen den jüngsten Anlagen beobachtet. Besonders deutlich und instructiv waren die auf *Hippuris* bezüglichen Präparate, von welchen ein Längsschnitt in Fig. 5 abgebildet ist. Der Contact auf den Schrägzeilen springt sofort in die Augen. Ähnliche Verhältnisse beobachtet man auch bei *Ceratophyllum demersum*. Die Blätter stehen hier ebenfalls in vielgliedrigen Quirlen. Da jedoch die Ausbildung der einzelnen Quirlelemente keine ganz gleichmässige und die Zahl derselben überdies veränderlich ist, so zeigen sich im Zeilenverlauf mancherlei Störungen. Bei *Myriophyllum proserpinacoides* liegen die Dinge noch ungünstiger, weil der Scheitel weniger schlank und demgemäss die Abstufung zwischen älteren und jüngsten Organen eine viel raschere ist. Nicht selten fehlen gerade diejenigen Entwicklungsstadien, die man am liebsten beobachten würde. Das Vorhandensein des Contacts kommt aber in solchen Fällen nur um so entschiedener zum Ausdruck.

Für die Beurtheilung der Sachlage scheinen mir die im Vorstehenden mitgetheilten Befunde namentlich deshalb Beachtung zu verdienen, weil sie das Irrthümliche der entgegengesetzten Angaben völlig klarlegen. Es ist nun aber nothwendig, hieran noch einige Bemerkungen über die Ausdrücke C o n t a c t, A n s c h l u s s oder J u x t a p o s i t i o n zu knüpfen. Wer diese Worte in anderem Sinne deutet, als ich sie an den betreffenden Stellen gebraucht habe, geräth natürlich sofort in Widersprüche und Unklarheiten. Im engeren, buchstäblichen Sinne besteht Contact selbstverständlich nur zwischen Organen, die nach aussen vorspringen und sich mit ihren Rändern oder Seitenflächen tangiren. Das ist übrigens bei *Helianthus*, *Dipsacus* und in vielen ähnlichen Systemen schon in sehr jugendlichen Stadien der Fall. Bei *Helianthus*-Köpfen von nur 3 mm Durchmesser besteht z. B. ein solcher Contact nicht bloss für die Hüllblätter, sondern auch

für die peripherischen Blüthen. Diese bilden also Contactzeilen im eigentlichen Sinne des Wortes, d. h. sie fungiren bei den Verschiebungen wie die Sparren eines Dachstuhls.

Dagegen erheben sich die jüngsten Stadien seitlicher Organe, welche eben mikroskopisch erkennbar geworden, noch gar nicht über die Oberfläche und können demzufolge Contactbeziehungen, wie die eben erwähnten, unmöglich darbieten. Es besteht aber Anschluss oder Contact in einem anderen Sinne. Die Bildungscentren der jüngsten Anlagen zeigen nämlich dieselben relativen Abstände von einander, wie die vorhergehenden älteren, welche bereits höckerartig vorspringen. Jeder Anlage entspricht also eine gewisse Area, ein bestimmtes Entwicklungsfeld, das sie im Verlaufe ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreiten kann, weil die benachbarten Anlagen die ihnen zugemessenen Felder ebenfalls vollständig beanspruchen. Zieht man nun die Grenzlinien zwischen den mikroskopisch erkennbaren Bildungsheerden der neuen Anlagen, gleichviel ob in Gestalt eines Polygons oder eines Ovals, so zeigt sich, dass diese Figuren sich genau so an die vorhergehenden anschliessen, wie die in geschlossener Ordnung vorspringenden Höcker oder wie körperliche Gebilde (Walzen, Pappschachteln u. dgl.), die man beim künstlichen Aufbau eines Spiralsystems zu den schon vorhandenen hinzufügt. Damit soll namentlich betont werden, dass die erwähnten Figuren die gegebenen Schrägzeilen nach oben fortsetzen und bei rascher Grössenabnahme die bekannten Übergangsfiguren bilden. Ein solcher Anschluss ist z. B. in Fig. 11, welche ein kleines Randstück eines jungen Blüthenkopfes von *Chrysanthemum fruticosum* darstellt, abgebildet. Die den jüngsten Anlagen entsprechenden Felder *a* und *b* sind durch punktirte Linien bezeichnet.

Welcher Ausdruck für die hier geschilderte räumliche Beziehung zutreffender sei, ob Contact oder Anschluss, lasse ich dahingestellt. Es ist unter allen Umständen nothwendig, die Bedeutung des gewählten Wortes zu präcisiren. Man darf nicht übersehen, dass die Morphologen der Braun'schen Schule ebenfalls von Anschlussverhältnissen sprechen, aber ohne dabei an gegenseitige Berührung zu denken.

Ist die Entwicklung der jüngsten Anlagen so weit fortgeschritten, dass sie sich uhrglasähnlich vorwölben, so bilden

diese Erhebungen mit den dazwischen liegenden Einsenkungen in der longitudinalen Profilansicht vielleicht am häufigsten eine Wellenlinie, wie ich sie in meiner Theorie der Blattstellungen auf Taf. II, Fig. 14 dargestellt habe. Nur ist zu bemerken, dass damit die Profilform auf den Contactlinien selbst noch nicht gegeben ist. Aber wie man sich dieselbe auch vorstellen mag, jedenfalls sind die Grenzlinien der einzelnen Felder auch in diesem Stadium in der Regel noch keineswegs scharf gezeichnet. Sobald jedoch die Höcker noch etwas stärker geworden, berühren sie sich thatsächlich mit dem Basaltheil ihrer Seitenflächen: es besteht fortan Contact in demselben Sinne, wie zwischen den Fruchtschuppen eines Pinienzapfens.

Die genaue Form der Wellenberge und Wellenthäler in den verschiedenen Entwicklungsstadien der Anlagen lässt sich nicht immer leicht feststellen, weil dazu auch Schnitte in der Richtung der Contactlinien nöthig sind. Nach Allem, was ich gesehen, kommt es jedenfalls häufig vor, dass die Vertiefungen zwischen den jungen Anlagen auf den Contactlinien schon sehr frühzeitig, wahrscheinlich sogar ursprünglich, einen einspringenden Winkel bilden, so dass das Profil einem gekerbten Blattrande ähnlich sieht. So z. B. bei *Hippuris vulgaris* und *Elodea canadensis*, wo ich solche Einkerbungen wiederholt beobachtet habe (Fig. 6); ferner bei *Dipsacus laciniatus* (Fig. 15), dessen Blüthenköpfe ich unmittelbar vor Abschluss des Manuscriptes noch untersuchen konnte, desgleichen bei *Scabiosa ochroleuca* (Fig. 14) und verschiedenen Compositen (vgl. die Figurenerklärung).

Daneben kommt hin und wieder, wie ich mich neuerdings überzeugt habe, noch eine andere Art der Abgrenzung jüngster Organe vor, die sich an die eben erwähnte als Grenzfall anreiht. Die Anlagen erscheinen in diesem Falle zweifellos gleich von Anfang an, und zwar meist ohne nach aussen vorgewölbt zu sein, durch scharfe Einkerbungen (nicht durch Wellenthäler) von einander geschieden. So z. B. bei dem oben erwähnten *Chrysanthemum fruticosum* (Fig. 12). Gewöhnlich sind alsdann diese Kerblinien auf der dem Rande zugewandten Seite einer Anlage bereits scharf markirt, bevor sie auf der Innenseite deutlich hervortreten. Ein Zweifel über die bestehenden Contactverhältnisse kann unter solchen Umständen nicht wohl aufkommen.

Das Studium der Entwicklungsgeschichte führt uns also immer wieder zu dem Ergebniss, dass die neuen Anlagen sich in gesetzmässiger Weise an die vorhergehenden anschliessen und zwar unter voller Ausnutzung des vorhandenen Flächenraumes, mit Contact zwischen den bezüglichen Entwicklungsfeldern oder den von Anfang an deutlich erkennbaren Umrisslinien. Das Thatsächliche dieser Anschlussweise scheint übrigens auch Raciborski, wenn ich ihn recht verstehe, nicht ernstlich anfechten zu wollen. Er bestreitet aber, dass die neuen Bildungscentren durch die vorhergehenden in der Weise, wie ich es dargestellt habe, örtlich bestimmt seien, und kehrt daher lieber zu den Punktsystemen oder genetischen Linien früherer Autoren zurück[1]. Darin scheint mir denn auch, wenn ich über offenbare Missverständnisse und Unklarheiten hinwegsehe, der eigentliche Gegensatz zwischen unseren Auffassungen zu liegen.

An anderen Stellen sucht freilich Raciborski den gegebenen Anschlussbeziehungen mit der Hofmeister'schen „grössten Lücke“, also mit einer Anschlussregel mechanischen Gepräges, Genüge zu leisten. Er bewegt sich also bewusst oder unbewusst in zwei verschiedenen Anschauungen, und es könnte zweifelhaft erscheinen, welche von beiden die echtere sei, wenn nicht die entschieden gegnerische Haltung seiner Kritik hierüber einiges Licht verbreitete. Übrigens setzt sowohl diese „grösste Lücke“ im Sinne Hofmeister's, wie die einzige Lücke, auf welche Schumann[2] bei alternirend zweizeiliger Stellung hingewiesen, Specialfälle der Anordnung voraus, die zwar häufig genug vorkommen, aber gerade bei den bekanntesten Objecten, den Tannzapfen, Sonnenblumen, Karden u. s. w. niemals zu beobachten sind. Hier ist die Zahl der Lücken, welche durch die neu hinzukommenden Organe ungefähr gleichzeitig ausgefüllt werden, eine sehr ansehnliche, und es liegt kein Grund vor, irgend einer derselben eine besondere Bedeutung zuzuschreiben. Das ist der allgemeine Fall, der eigentlich alle Specialfälle involvirt.

[1] Vgl. Flora, Jahrg. 1894, Bd. 79, S. 105, wo er ausdrücklich sagt, dass die seitlichen Organe „ohne Contact mit den älteren Organen, aber trotzdem an den im Voraus bestimmbaren Stellen angelegt werden“.

[2] Morphologische Studien, Heft I (1892), S. 73 und 101.

Über das thatsächliche Vorhandensein von Druckwirkungen, die Raciborski ebenfalls bestreitet, kann ich mich kurz fassen, da ich hierüber schon bei einer anderen Gelegenheit das Nöthige gesagt habe[1]). Ich bemerke nur, dass ähnliche Verschiebungen und Formänderungen, wie ich sie in der citirten Mittheilung für *Pinus Pinaster* erwähnt habe, auch anderwärts vorkommen, in jungen Blüthenköpfen von *Helianthus* sogar in viel erheblicherem Maasse. Wenn z. B. die Randblüthen ursprünglich in rechtwinklig gekreuzten 21er- und 34er-Zeilen, später aber in schiefwinkligen 34er- und 55er-Zeilen angeordnet sind, so steht damit eine Divergenzänderung und zugleich eine kleine Formänderung der Organe im Zusammenhang. Es handelt sich also in diesen beiden Fällen nicht etwa um heterogene Dinge, sondern um Vorgänge von durchaus gleicher Natur. Ob die Verschiebungen etwas früher oder später erfolgen und wie lange sie dauern, kommt dabei nicht in Betracht, aber selbstverständlich müssen die Organe doch erst vorhanden sein, ehe sie verschoben werden können.

Die Ernährungsverhältnisse als ortbestimmende Momente in die Lehre von den Blattstellungen hereinzuziehen, wie Raciborski[2]) empfiehlt, mag für gewisse einfache Fälle (Distichie, Blätter von *Selaginella* u. dgl.) mehr oder weniger berechtigt sein. Für die complicirten Spiralsysteme dagegen erscheint mir diese Betrachtungsweise völlig unzureichend, und ganz dasselbe gilt von dem „verwickelten Spiel innerer Kräfte und Reizwirkungen“, von den Correlationserscheinungen u. s. w. Wie aus solchen dunkeln Vorgängen, um nur einen Punkt hervorzuheben, die bekannten Grenzwerthe der Divergenzenreihen, z. B. die Winkel 137° 30′, 99° 30′ u. s. w., die in der Natur doch sehr annähernd verwirklicht sind, abgeleitet werden sollen, ist mir völlig unverständlich. Überdies verliert man sich bei solchen Betrachtungen leicht in das Gebiet der Gestaltungsvorgänge und zwar einstweilen ohne alle Aussicht, dieselben erklären zu können. Ich halte es deshalb für erspriesslicher, die Stellungsfragen säuberlich getrennt zu behandeln.

Demgemäss gehören meiner Ansicht nach auch die

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1883, S. 741; diese Sammlung, S. 105.
[2]) Flora, Jahrg. 1894, Bd. 79, S. 107.

interessanten Beobachtungen Vöchting's[1]) über die Gestaltveränderung von Cacteensprossen, je nachdem sie im Dunkeln oder bei voller Beleuchtung gewachsen waren, nicht eigentlich hierher, sondern in das Capitel über die Beeinflussung der Pflanzengestalt durch äussere Agentien. Welche Einflüsse in einem concreten Falle eine bestimmte Form des Stengels und eine damit zusammenhängende Blattstellung herbeiführen, ob das Licht oder die Schwerkraft u. s. w., das ist eine Frage für sich, die mit der Erklärung einer gegebenen Quirl- oder Spiralstellung durch die Contactbeziehungen in der Scheitelregion, oder überhaupt durch ortbestimmende Momente irgend welcher Art, nichts zu thun hat. Nur der Übergang der $\frac{1}{2}$-Stellung in die Spiralstellung nach $\frac{1}{3}$, von welchem wiederholt die Rede ist, und einige verwandte Erscheinungen würden hier zu berücksichtigen sein, wenn die dreikantigen Cacteen bezüglich ihres Verhaltens in der Scheitelregion normale Verhältnisse darböten. Das ist nun aber, wie ich in einer früheren Mittheilung gezeigt habe[2]), nicht der Fall; sie nehmen zweifellos eine Ausnahmestellung ein. Ob sich analoge Verhältnisse, wie Vöchting vermuthet, auch anderwärts finden werden, bleibt abzuwarten. Einstweilen sind das seltene Anomalien. Nach meinem Dafürhalten würden darum auch einige weitere Ausnahmen die Sachlage ebensowenig ändern, als beliebige andere Vorkommnisse, die von einer anerkannten Regel abweichen. Der Kolben von *Zea Mays* zeigt jedenfalls auch abnorme Entwicklungsverhältnisse; es wäre aber doch ungereimt, danach die übrige Pflanzenwelt, die sich notorisch anders verhält, beurtheilen zu wollen.

Unter solchen Umständen haben auch die Schlussbetrachtungen Vöchting's, in welchen er zur bekannten Auffassung Nägeli's hinneigt, für mich nichts Überzeugendes. Es ist von vorne herein misslich, in solchen Fragen die extremanomalen Cacteen als Ausgangspunkt zu wählen. Und was speciell die Anschauungen Nägeli's betrifft, so sind die ver-

[1]) Pringsheim's Jahrb., Bd. XXVI, S. 438 (1894).

[2]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1894, S. 963; diese Sammlung, S. 163. — Dass bei den genannten Cacteen zuerst die Blätter und dann erst die Kanten auftreten, wie ich bereits in der Theorie der Blattstellungen S. 48 angegeben, wird hier bestätigt. Nach einem Referat von W. Benecke über die Vöchting'sche Arbeit (Bot. Zeitg. 1895, No. 6) soll ich aber gerade das Gegentheil behauptet haben.

meintlichen Thatsachen, auf welche dieser Autor sich hauptsächlich zu stützen pflegte, nämlich die angenommene Abhängigkeit der Blattstellung von der Segmentirung der Scheitelzelle, zumal bei Equiseten und Farnen, heute als widerlegt zu betrachten[1]). Eine solche Abhängigkeit besteht bei den Gefässkryptogamen überhaupt nicht — und natürlich ebensowenig bei den Phanerogamen. Übrig geblieben sind also in Bezug auf Stellungsverhältnisse nur die „idioplasmatischen Anlagen", welche in der Nägeli'schen Abstammungslehre bekanntlich die Elemente darstellen, aus welchen die specifische Eigenart eines Organismus in Merkmalen, Einrichtungen u. s. w. sich zusammensetzt. Aber Niemand wird behaupten wollen, dass eine bestimmte spiralige Anordnung dieser Anlagen schon vor ihrem Sichtbarwerden am Scheitel zu den festgestellten Thatsachen gehöre. Das sind im Gegentheil blosse Vorstellungen, hypothetische Annahmen, die meines Erachtens an Wahrscheinlichkeit nur gewinnen könnten, wenn man den älteren Micellgruppen, welche die Entfaltung der seitlichen Organe bewirken sollen, auch im Idioplasma des Scheitels einen ortbestimmenden Einfluss auf die Bildung der jüngeren zuschriebe. Da jedoch die fraglichen Vorgänge sich der Beobachtung vollständig entziehen, so dürfte es am gerathensten sein, das Idioplasma in unserer Frage aus dem Spiele zu lassen und sich nur auf Dinge und Zustände zu stützen, die mikroskopisch erkennbar sind.

Zu den Gegnern meiner Anschlusstheorie gehört ferner, wie ich aus einer vor Kurzem erschienenen Mittheilung ersehe[2]), C. de Candolle. Dieser Autor wiederholt darin die von ihm schon früher[3]) adoptirte Ansicht, dass die seitlichen Organe von Anfang an die dem Grenzwerth entsprechenden Divergenzen aufweisen und dass Druckwirkungen und seitliche Verschiebungen nicht stattfinden. Selbst die neuerdings von mir besprochene und, wie ich glaube, unwiderleglich nachgewiesene Divergenz-

[1]) Vgl. meine Mittheilung „über Scheitelwachsthum und Blattstellungen" in Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1885, S. 921; diese Sammlung, S. 143.

[2]) Nouvelles Considérations sur la Phyllotaxie. Archives des Sciences phys. et nat. Troisième période, t. XXXIII, Février 1895.

[3]) Considérations sur l'étude de la Phyllotaxie. Archives des Sciences phys. et nat., t. V, 1881.

änderung in der Stammspitze von *Pandanus*[1]) wird in Abrede gestellt. In Bezug auf diesen letzteren Punkt erlaubt sich indessen C. de Candolle eine Deutung, die ich entschieden zurückweisen muss. Ich hatte gefunden, dass die jüngsten Blattanlagen eine mittlere Divergenz von 120—121° ergeben, also sehr annähernd drei Orthostichen bilden, dass aber nachträglich eine Vergrösserung dieses Winkels um mindestens 6° und folglich eine Drehung des Stengels stattfinde.

Dazu bemerkt nun mein Opponent (a. a. O., S. 13), die von mir ausgeführten Messungen hätten eine grosse Unregelmässigkeit der Divergenzänderungen ergeben; er sei deshalb geneigt anzunehmen, dass die Blätter von Anfang an verschiedene Divergenzen gezeigt haben, aus welchem Verhalten eine Torsion des Stammes nicht gefolgert werden könnte.

Nun handelt es sich aber in unserem Falle keineswegs um die Unterschiede zwischen den einzelnen Divergenzen, die ja auch bei anderen Pflanzen variiren, sondern nur um ihre mittlere Grösse. Um diese zu bestimmen, habe ich von je drei successiven Divergenzen, weil diese zusammen ungefähr dem Stengelumfang gleichkommen, das Mittel berechnet. Die so erhaltenen Ziffern sind jedenfalls vergleichbarer als solche, die ungleichwerthigen Theilen des Umfangs entsprechen. Übrigens ist die blosse Thatsache einer nachträglichen Divergenzänderung ohne alle Messungen leicht zu constatiren. Dazu genügt schon die flüchtige Betrachtung eines einzigen gelungenen Schnittes durch die Scheitelregion. Man sieht hier sofort, dass die inneren Blätter drei Radialreihen bilden, während die äusseren mehr und mehr, aber immer im gleichen Sinne, seitlich abweichen. Aus den bisherigen Untersuchungen geht überdies hervor, dass dieses Querschnittsbild der Scheitelregion in allen Altersstadien im Wesentlichen dasselbe bleibt. Die Torsion des Stammes und die damit verbundene nachträgliche Divergenzänderung kann hiernach keinem Zweifel unterliegen.

Was nun noch die übrigen Punkte betrifft, so könnte ich, da sie wenig Neues enthalten, einfach auf meine frühere Entgegnung[2]) verweisen, welche sich auf die „Considérations" von

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1894, S. 963; diese Sammlung, S. 163.

[2]) Ebenda, Jahrg. 1883, S. 741; diese Sammlung, S. 105.

1881 bezieht. Ich habe daselbst namentlich betont, dass sowohl Druckwirkungen wie Divergenzänderungen thatsächlich vorkommen und dass eine geradlinige Verschiebung parallel zur Axe, wie sie de Candolle annimmt, bei einem geschlossenen System von körperlichen Gebilden mechanisch unmöglich ist. Es mag indessen nicht ganz überflüssig sein, an dieser Stelle nochmals hervorzuheben, dass die Voraussetzung einer unveränderlichen, dem Grenzwinkel gleichen Divergenz mit den Thatsachen in Widerspruch steht. Keimpflanzen sowohl, wie Axillar- und Adventivsprosse, bringen oft ein halbes Dutzend und mehr Blätter mit schwankenden Divergenzen hervor; es vergeht also eine geraume Zeit, bis endlich eine gewisse Regelmässigkeit der Blattstellung zu Stande kommt. Ist dies erreicht, so beobachtet man am Laubspross als grösste Annäherung an den Grenzwinkel etwa den Werth $\frac{5}{13} = 138^{0}\,28'$, welcher vom Grenzwinkel um ungefähr einen Grad abweicht[1]). Es finden sich aber auch grössere Abweichungen bis zu 2 und 3 ^{0} keineswegs selten. In den Blüthenköpfen geht dagegen die Annäherung viel weiter. Die Sonnenblume erreicht z. B. den Grenzwerth der Hauptreihe $= 137^{0}\,30'\,28''$ sehr häufig bis auf eine Minute, nicht selten sogar bis auf eine Differenz von 20 Secunden genau. Es liegen mir von ausgewachsenen Exemplaren noch Abdrücke aus früheren Jahren vor, welche die Divergenzen $\frac{55}{144} = 137^{0}\,30'$ und $\frac{89}{233} = 137^{0}\,30'\,39''$ ergeben. Eine so weit gehende Übereinstimmung wird hier allerdings nur theilweise durch das bekannte Spiel der als Dachstuhl wirksamen Contactzeilen, zum grösseren Theil aber durch das Kleinerwerden der Organe herbeigeführt; aber das eine wie das andere vollzieht sich nach den Regeln der Anschlusstheorie.

Dass die Coordinationszahlen der augenfälligen Parastichen steigen und fallen, je nachdem ein gegebenes Spiralsystem durch Verkürzung der Axe zusammengeschoben oder aber wie ein Fernrohr ausgezogen wird, bleibt natürlich auch dann richtig, wenn die Divergenzen unter Vernachlässigung der vorkommenden

[1]) Vgl. hierüber Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot. I. Die auf Querschnitten durch die Terminalknospe gemessene Divergenz betrug z. B. bei *Sarothamnus scoparius* 144^{0}, bei *Menispermum dauricum* $138\frac{1}{2}$—$139\frac{1}{2}^{0}$, bei *Prunus avium* $138\frac{2}{3}^{0}$, bei *Ribes rubrum* $136\frac{3}{7}^{0}$ u. s. w. Dazu bemerke ich, dass diese Zahlen das arithmetische Mittel aus möglichst vielen Divergenzen bezeichnen.

Änderungen constant gedacht werden. Das ist aber auch von Niemandem bestritten worden, weil es ohne Weiteres einleuchtet, und kann daher in unserer Streitfrage keinen Ausschlag geben. Es ist mir deshalb unklar geblieben, was C. de Candolle mit der ausführlichen Besprechung dieser wechselnden Combinationen bezweckt. Soll dieselbe etwa bloss zur Erklärung des abgebildeten Demonstrationsapparates dienen?

Ebensowenig vermag ich einzusehen, in wie fern die angebliche Concordanz zwischen der Blattstellung und der „symétrie de structure“ im Scheitel das Zustandekommen der Schimper'schen Divergenzbrüche fordern oder erklären soll[1]). Der Autor lehnt es ab, damit einer teleologischen Betrachtungsweise Ausdruck geben zu wollen. Da nun aber doch die Herstellung der eingebildeten Harmonie bei der Erzeugung seitlicher Organe als das zu erstrebende Ziel hingestellt wird, so weiss ich nicht, wie man diese Betonung einer causa finalis eigentlich aufzufassen hätte, um den Sinn der Worte richtig wiederzugeben. Eine Causalerklärung liegt darin jedenfalls nicht.

Überraschend war für mich ferner die Bemerkung (a. a. O., S. 17 und 18), dass der Divergenzwinkel bei wenig gedrängter Stellung der Organe dem Grenzwerth nicht genau zu entsprechen brauche; derselbe könne beispielsweise $\frac{8}{21}$ oder $\frac{11}{28}$ (also $137\frac{1}{7}^0$ und $141\frac{3}{7}^0$) betragen. Durch diese Einschränkung wird aber doch nur bestätigt, was ich vorhin bezüglich der Abweichungen an Laubtrieben angeführt habe. Blüthenköpfe zeigen so etwas nicht. Darin liegt ja gerade das Charakteristische: so oft solche Triebe mit Stellungen nach $\frac{11}{28}$ oder $\frac{2}{5}$ u. s. w. in einen Blüthenkopf endigen, zeigt dieser Divergenzen, welche bis auf eine Minute oder sogar noch etwas genauer mit dem Grenzwerth übereinstimmen.

Endlich erübrigt mir noch, einen Einwand zu entkräften, den C. de Candolle gegen die Verschiebungen erhebt, die ich in meiner Theorie der Blattstellungen auf Taf. I, Fig. 1, 2 und 5

[1]) C. de Candolle sagt z. B.: „La symétrie de structure du point végétatif implique nécessairement des dispositions phyllotaxiques ayant les fractions des séries de Schimper pour divergences fondamentales.“ Ferner: „Les fractions des séries de Schimper sont, chacune en elle-même, une expression de la symétrie.“ In Wirklichkeit bilden freilich sowohl Axillarknospen wie Keimpflanzen ihre ersten Blätter nicht in regelmässigen Divergenzen.

veranschaulicht habe. Die Figuren beziehen sich auf die abgerollte Cylinderfläche und zwar zunächst auf einen willkürlich gewählten Theil derselben, welcher 36 kreisförmige Organe enthält und die Gestalt eines Parallelogramms besitzt. In den Vorlesungen bediene ich mich zu demselben Zweck eines beweglichen Rahmens, welcher 36 cylindrische Pappschachteln umfasst. Dazu bemerkt nun de Candolle a. a. O., S. 7: Mais ce mécanisme donne une image trompeuse de ce qui se passe réellement sur le cylindre dans le cas supposé où le rapport entre son épaississement et son allongement vient à varier. En effet les déplacements latéraux des disques en question ne représentent que les projections planes des déplacements que les points correspondants de la surface cylindrique non déroulée éprouvent en réalité dans le sens de son rayon, déplacements radiaires qui n'ont aucun effet sur l'écartement des plans méridiens menés par ces points.

Diese Auffassung beruht jedoch auf einem leicht nachweisbaren Irrthum. Die seitlichen Verschiebungen stellen sich thatsächlich auf der Oberfläche eines Cylinders oder an einem cylindrischen System von Kugeln genau so dar, wie in den citirten Figuren. Die letzteren entsprechen ja bloss der allgemein üblichen und als richtig anerkannten Darstellungsweise. Wer die körperliche Form der Veranschaulichung für geeigneter hält, mag diese Figuren zusammenrollen oder von vorne herein auf eine Cylinderfläche auftragen; er wird sich alsdann leicht überzeugen können, dass die Lateralverschiebungen unverändert bestehen bleiben. Übrigens besitze ich auch einen Demonstrationsapparat, bei dem die Organe durch bewegliche Kugeln vertreten sind, die in ihrer Gesammtheit ein hohlcylindrisches Spiralsystem bilden. Der Mechanismus des Apparates gestattet, den Radius dieses Systems erheblich zu vergrössern, wobei die Contactbeziehungen der Kugeln dieselben Veränderungen erfahren, wie sie in unseren Figuren für die Kreise angedeutet sind. Die seitlichen Verschiebungen lassen sich hierbei sehr bequem verfolgen.

Solche Verschiebungen, verbunden mit Divergenzänderungen, müssen hiernach bei vorwiegendem Dicken- oder Längenwachsthum immer eintreten, solange die Contactzeilen wie die Sparren eines Dachstuhls fungiren. Nur wenn die Organe eines Spiral-

systems so verwachsen oder verbunden sind, dass sie wie eine homogene Masse wirken, dann allerdings verlieren die Contactzeilen, auch wenn sie äusserlich hervortreten, ihre mechanische Bedeutung und die seitlichen Schubwirkungen unterbleiben. Ein solcher Zustand liegt aber in den Organsystemen, die ich bis dahin näher untersucht habe, nicht vor. Die Organe sind im Gegentheil verschiebbar, bestehende Contacte werden aufgehoben, neue hergestellt u. s. w. Junge endständige *Helianthus*-Köpfe von etwa 2,5 bis 3 mm Durchmesser zeigen z. B. in der Blüthenregion Contact auf den 34er- und 55er-Parastichen, ausgewachsene dagegen auf den 55er- und 89er- oder sogar auf den 89er- und 144er-Zeilen. Daneben giebt es allerdings auch Systeme, welche während ihres Wachsthums keinen Wechsel der Contactlinien, sondern bloss Winkeländerungen zeigen. Auch diese können fehlen, aber nur dann, wenn die Form des Systems absolut unverändert bleibt.

Wenn ich zum Schlusse die von gegnerischer Seite erhobenen Einwände noch einmal überblicke und ihrer Natur nach gruppire, so beruhen sie zum Theil auf Missverständnissen in Bezug auf den Contactbegriff, anderntheils auf ungenauen Beobachtungen über die Vorgänge und Zustände am Scheitel. Dazu kommen dann noch überlieferte Voraussetzungen in Betreff der ursprünglichen, angeblich in allen Stadien der Entwicklung constanten Divergenz, welche der Wirklichkeit keine Rechnung tragen, sowie ferner mechanische Vorstellungen über Stellungsänderungen, deren Unrichtigkeit sofort einleuchtet. Daneben finden sich hin und wieder noch Andeutungen über Reizwirkungen, Ernährungsverhältnisse u. dgl., alles Dinge, welche für die Lösung der schwierigeren Stellungsprobleme, wie z. B. die Bestimmung der Grenzwinkel, keine brauchbaren Daten liefern können. Es ist einfach unmöglich, auf einer solchen Basis eine annehmbare Theorie aufzubauen.

Die Anschlusstheorie dagegen deckt klar und scharf die Causalverkettungen auf, welche die Annäherung der Divergenzen an den Grenzwinkel herbeiführen, und erklärt diese Annäherung für die verschiedensten Reihen mit mathematischer Genauigkeit. Dabei ist es gleichgültig, ob das Vorrücken der Contactzeilen durch die Verschiebung gleich grosser Organe oder aber vorwiegend durch das Kleinerwerden der Anlagen bewirkt wird.

C
β
B
α
A

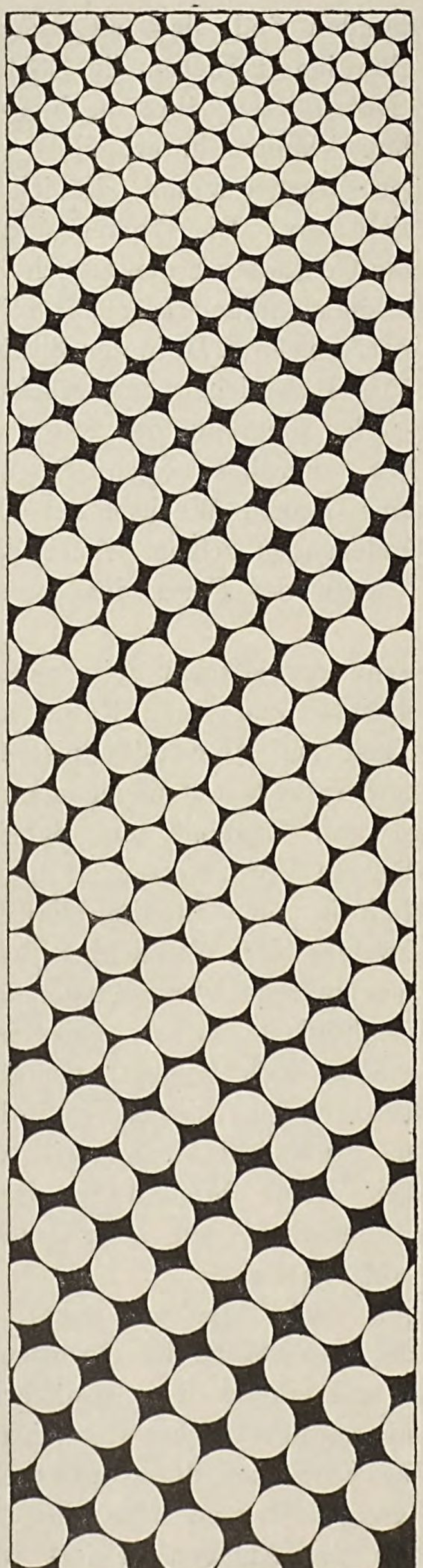


Fig. 2.

Denn beide Vorgänge bedeuten für die mathematische Betrachtung dasselbe, nämlich eine Änderung des Verhältnisses zwischen Organdurchmesser und Stengelumfang. Um dies hier nochmals und vielleicht anschaulicher, als es bereits geschehen, zu demonstriren, ist in nebenstehender Figur die Wirkung allmählicher Grössenabnahme in solchem Umfange dargestellt, dass der Gesammteffect einen sehr ansehnlichen Betrag erreicht. Im unteren Theil der Figur bei *A* schneiden sich Dreier- und Fünferzeilen ungefähr rechtwinklig, weiter oben bei *B* Fünfer und Achter, zuletzt bei *C* Achter und Dreizehner, diese aber noch unter schiefem Winkel. Dazwischen liegen die Übergänge, wozu als Mittelstellung auch der Contact nach drei Richtungen bei α und β gehört. Es kommen somit der Reihe nach genau dieselben Stellungen und darum auch dieselben Divergenzen zu Stande, wie bei der Verschiebung gleich grosser Organe in Folge vorwiegenden Dickenwachsthums. Nur wenn das Kleinerwerden sehr rasch erfolgt, entstehen neue Gruppirungen, sogenannte Übergangsfiguren, die eine besondere Betrachtung

verdienen [1]). Das Endresultat ist aber unter allen Umständen dasselbe, nämlich die Erreichung des Grenzwinkels für die gegebene Reihe.

Für unsere Figur ergeben sich, wenn wir die 8er und 13er am oberen Ende bis zur rechtwinkligen Kreuzung fortgesetzt denken, folgende Divergenzwerthe:

Contactzeilen	3 er und 5 er rechtwinklig	3er, 5er, 8er unter 60°	5er und 8er rechtwinklig	5er, 8er, 13er unter 60°	8er und 13er rechtwinklig
Divergenzen	137° 39′ ($^{13}/_{34}$)	135° 55′ ($^{37}/_{98}$)	137° 31′ ($^{34}/_{89}$)	138° 8′ ($^{33}/_{86}$)	137° 30′ 39″ ($^{89}/_{233}$)

Der Grenzwerth ist also bereits bis auf 11 Secunden genau erreicht. Gehen wir dagegen in Gedanken nach unten über die Basis unserer Figur hinaus, so folgen zuerst 2er, 3er und 5er als Contactlinien, wobei die Divergenz $\frac{15}{38} = 142^0\ 6'$ erreicht, sodann rechtwinklig gekreuzte 2er und 3er mit einer Divergenz von $\frac{5}{13} = 138^0\ 28'$, hierauf 1er, 2er und 3er mit 128° 34′ u. s. w. Den Schluss bildet die $\frac{1}{2}$ Stellung.

Der theoretische Theil meiner Theorie, welcher die mechanische Begründung dieser Annäherung an den Grenzwerth enthält, ist übrigens bis dahin viel weniger umstritten, als die Prämissen, von denen ich ausging, um die erhaltenen Resultate auf das Werden und Wachsen der pflanzlichen Organsysteme zu übertragen. An diesen Prämissen halte ich aber fest in dem Bewusstsein, dass sie auf sorgfältigen Beobachtungen beruhen. An den neuerdings untersuchten Stammscheiteln besteht sogar, wie oben gezeigt wurde, der angenommene Contact nicht bloss zwischen den Entwicklungsfeldern der jungen Anlagen, sondern von Anfang an zwischen diesen selbst. Es ist also ein Contact im buchstäblichen Sinne, eine Anschlussform, welche mit einem kleinen Plus noch über meine Prämissen hinausgeht.

Damit glaube ich die erhobenen Einwände hinlänglich beleuchtet zu haben. Es mag aber zu guter Letzt noch gestattet sein, auch derjenigen Autoren zu gedenken, welche die Anschlusstheorie in den Hauptzügen beifällig aufgenommen und durch eigene Forschungen ergänzt und erweitert haben. Ich verweise insbesondere auf Schumann's [2]) umfassendes Werk über den

[1]) Vgl. hierüber meine Theorie der Blattstellungen, S. 61.

[2]) Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, Leipzig 1890.

Blüthenanschluss und auf die Untersuchungen von A. Weisse[1]) über die Blattstellungen an Axillar- und Adventivknospen. Wer die hier mitgetheilten Thatsachen unbefangen beurtheilt, kann nicht wohl in Abrede stellen, dass die Wendung der Blattspirale am seitlichen Spross von äusseren Factoren abhängt, wie sie durch die Asymmetrieverhältnisse im Blattwinkel und an der Basis der Adventivtriebe gegeben sind.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel X.

Fig. 1. Querschnitt durch die Endknospe von *Victoria regia*. Die Blätter sind in aufsteigender Folge beziffert. Zweier und Dreier nebst Grundspirale bilden die Contactzeilen. Vergr. 16.

Fig. 2. Querschnitt durch die Endknospe von *Nymphaea alba*. Der Contact zwischen den jüngsten Anlagen ist augenfällig. Vergr. 40.

Fig. 3. Querschnitt durch die Endknospe von *Nuphar luteum*. Die jüngsten Blätter zeigen normale Contactverhältnisse; die älteren sind vorübergehend durch Haarbildungen aus einander gedrängt. Vergr. 40.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Sprossspitze von *Stratiotes aloides*. Vergr. 32.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Stammspitze von *Hippuris vulgaris*, von der Oberfläche gesehen. Die seitlichen Organe berühren sich auf den rechts- und linksschief ansteigenden Schrägzeilen. Vergr. 125.

Fig. 6. Schiefer Schnitt durch die Stammspitze von *Hippuris vulgaris*. Der Schnitt geht durch eine Contactzeile und zeigt, dass die jungen Anlagen sich uhrglasähnlich vorwölben und mit ihren Rändern tangiren. Die Umrisslinie erinnert an einen gekerbten Blattrand. Vergr. 125.

Fig. 7. Schema zur Orientirung über die Schiefstellung des in Fig. 6 dargestellten Schnittes. Die punktirte Linie giebt Lage und Richtung der Schnittfläche an.

Fig. 8. Stammspitze von *Elodea canadensis*, von der Seite gesehen. Veranschaulicht den Contact auf den Schrägzeilen, z. B. zwischen den Organen *a*, *b* und *c*. Auf den Orthostichen besteht dagegen kein Contact. Vergr. 125.

Fig. 9. Radialschnitt durch eine junge Blattanlage von *Elodea canadensis*. Zeigt die noch schwache, aber deutlich abgegrenzte uhrglasähnliche Vorwölbung. Vergr. 600.

Fig. 10. Stammspitze von *Myriophyllum proserpinacoides*, von der Seite gesehen. Der Contact zwischen den zugekehrten jungen Organen ist zweifellos. Vergr. 125.

Fig. 11. Theil des Scheitels eines jungen Blüthenköpfchens von *Chrysanthemum fruticosum*, von der Fläche gesehen. Die jüngsten noch erkennbaren Anlagen *a* und *b* sind durch punktirte Linien angedeutet. Vergr. 100.

Fig. 12. Theil eines Längsschnittes durch ein junges Blüthenköpfchen von *Chrysanthemum fruticosum*. Zeigt die Kerben zwischen den jüngsten Blüthenanlagen. Der Pfeil bezeichnet die Lage der Mittellinie. Vergr. 40.

Fig. 13. Ein ähnlicher Längsschnitt durch ein junges Blüthenköpfchen von *Chrysanthemum Leucanthemum*. Vergr. 125.

Fig. 14. Desgleichen von *Scabiosa ochroleuca*. Die punktirte Linie giebt den Umriss des Scheitels auf einem Mediansc hnitt an. Vergr. 125.

Fig. 15. Stück eines in der Richtung der Contactzeilen geführten Schnittes durch den Blüthenkopf von *Dipsacus laciniatus*. Zeigt die uhrglasähnliche Vorwölbung der jungen Organe und die einspringenden Winkel zwischen denselben. Vergr. 125.

[1]) Flora, Jahrg. 1889, Bd. 72, S. 114 und Jahrg. 1891, Bd. 74, S. 58. Ferner: Pringsheim's Jahrb., Bd. XXVI (1894), S. 236.

D

Saftsteigen

X.

Untersuchungen über das Saftsteigen.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1886, S. 561—602.

Durch die neueren Arbeiten über die Wasserbewegung in der Pflanze haben unsere Vorstellungen in Bezug auf den Saftreichthum des frischen Holzes und auf die Wege, welche der aufsteigende Strom einschlägt, manche wichtige Berichtigung, theilweise sogar eine vollständige Umgestaltung erfahren. Man ist in weiten Kreisen zu der Einsicht gelangt, dass die sogenannte Imbibitionstheorie sich gegenwärtig nicht mehr halten lässt, weil sie mit offenkundigen Thatsachen im Widerspruch steht. Es bricht sich daher mehr und mehr die Ansicht Bahn, dass es thatsächlich die Hohlräume der Tracheïden und Gefässe, nicht die Wandungen sind, welche bei der Wasserbewegung die eigentliche Strömungsbahn darstellen.

Die Vertreter dieser neueren Auffassung haben es auch nicht an Versuchen fehlen lassen, welche darauf abzielen, das Zustandekommen der Bewegung in den genannten Hohlräumen nach physikalischen Principien zu erklären. Wir besitzen bereits eine ziemliche Anzahl hierauf bezüglicher „Theorien", die freilich meist nur als subjective Vorstellungen ihrer Urheber gelten können und zum Theil sogar gegen anerkannte physikalische Gesetze verstossen. Aber immerhin beweisen diese Versuche, dass die Frage augenblicklich im Fluss ist und dass das Bedürfniss, der endlichen Lösung wenigstens näher zu kommen, allgemein empfunden wird.

Das Beste, was bisher in dieser Richtung geschehen, liegt meines Erachtens in den Beobachtungen und Experimenten, welche mit verständiger Fragestellung ausgeführt wurden, nicht in den Zuthaten der Phantasie. Unser Wissen über die Vorgänge, welche im Holzkörper der Bäume sich abspielen, ist noch

immer so lückenhaft, dass jede wirkliche Bereicherung nach dieser Seite hin werthvoll erscheint. Erst wenn die experimentelle Forschung die nöthigen Grundlagen geschaffen, kann der Aufbau einer wissenschaftlichen Theorie des Saftsteigens um einen Schritt weiter geführt werden.

Demgemäss habe ich mir auch für die folgenden Mittheilungen bloss die bescheidene Aufgabe gestellt, durch eine Reihe von Versuchen, welche theils im Laboratorium, theils im Walde ausgeführt wurden, verschiedene Vorfragen zu beantworten, von deren Erledigung mir jedes weitergehende Eindringen in die Sache abhängig schien. Daran schliesst sich eine kritische Beleuchtung der vorhin erwähnten neueren Theorien, speciell in Bezug auf die möglichen Leistungen der Capillar- und Imbibitionskräfte, sowie der Druckdifferenzen in der Holzluft.

Die Untersuchungen im Freien wurden — da Berlin hierzu keine günstige Gelegenheit bot — von Herrn Dr. Krabbe im Revier der Forstakademie zu Eberswalde ausgeführt, wo mir die erforderlichen Versuchsbäume seitens der Verwaltung in liberalster Weise zur Verfügung gestellt waren[1]).

I. Inhalt der Gefässe und Tracheïden des Holzkörpers.

Nach den übereinstimmenden Angaben der neueren Autoren, die sich mit den Saftwegen der Pflanze beschäftigt haben, schien es mir eine wohl constatirte Thatsache zu sein, dass Gefässe und Tracheïden, deren Lumen im lebensfrischen Zustande bekanntlich stellenweise mit Wasser erfüllt ist, im übrigen Theil ihrer Höhlung ein Gasgemenge von variabler Spannung enthalten. Man wusste durch die Untersuchungen von Höhnel's, dass diese Spannung zuweilen einen sehr niedrigen Grad erreicht und durfte demgemäss erwarten, dass sie bei rascher Verdunstung vorübergehend sogar auf Null sinken werde. Einigermaassen wahrscheinlich war indessen die Bildung vollständig luftleerer Räume doch nur an Orten, welche von den transpirirenden

[1]) Für die Bereitwilligkeit, mit der sowohl der Director der Forstakademie, Herr Ober-Forstmeister Dr. Danckelmann, wie meine dortigen Fachcollegen, die Herren Prof. Luerssen und Forstassessor von Alten meine Bestrebungen unterstützten, spreche ich hier öffentlich meinen verbindlichsten Dank aus.

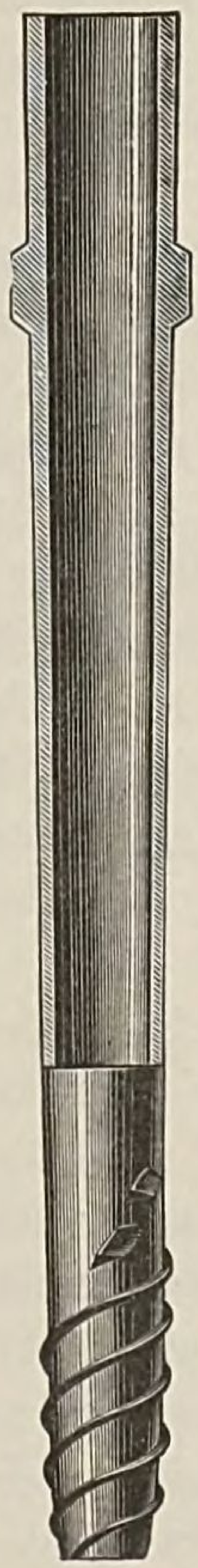
Flächen nicht zu weit entfernt liegen. Niemand dachte wohl ernstlich daran, einen solchen Zustand absoluten Luftmangels für die dickeren Äste unserer Bäume oder gar für vieljährige Stämme als dauernd, geschweige denn als normal zu betrachten. Vielmehr waren es nach der herrschenden und wie mir scheint vollberechtigten Ansicht gerade die in Gefässen und Tracheïden enthaltenen Luftblasen, welche in Folge vorkommender Spannungsdifferenzen gewisse Bewegungen des wässerigen Inhaltes hervorriefen, die man sich als wesentlich für das Zustandekommen des Saftsteigens vorstellte. Diese Ansicht gedachte ich denn auch als Ausgangspunkt für die folgende Mittheilung zu wählen.

Nachdem jedoch in neuester Zeit Max Scheit[1]) wiederholt für die von ihm aufgestellte Behauptung eingetreten, „dass die wasserleitenden Organe entweder Wasser oder Wasserdampf, nicht aber Luft führen", mag es am Platze sein, die hiermit wieder aufgefrischte Vorfrage nach dem Inhalt der Gefässe und Tracheïden zuerst zu behandeln. Auf eine Kritik der von Scheit mitgetheilten Thatsachen und Schlussfolgerungen glaube ich indess verzichten zu sollen; ich bemerke nur, dass seine sämmtlichen Beobachtungen sich auf Blattstiele oder auf Zweige beziehen, welche mit der Doppelscheere durchschnitten werden konnten, dass sie folglich für dickere Organe nicht beweisend sind. Im Übrigen beschränke ich mich auf die Darlegung der Thatsachen, welche durch zahlreiche Bohrversuche an Laub- und Nadelhölzern gewonnen wurden. Diese Versuche wurden sämmtlich bei vollständigem Luftabschluss ausgeführt, in der Weise also, dass die Oberfläche des herausgebohrten cylindrischen Zapfens nie mit Luft, sondern stets nur mit Flüssigkeit (Wasser, Glycerin etc.) in Berührung kam. Luftleere, bloss mit Wasserdampf erfüllte Räume mussten unter solchen Umständen nothwendig verschwinden, wenn als abschliessende Flüssigkeit Wasser oder eine verdünnte wässerige Lösung gewählt wurde. Lufterfüllte Räume dagegen konnten höchstens Dimensionsänderungen zeigen, durch welche die etwaigen Spannungsdifferenzen

[1]) Die Wasserbewegung im Holze. Vorläufige Mittheilung in Bot. Zeitg. 1884, S. 182. Ferner: Beantwortung der Frage nach dem Luftgehalt des wasserleitenden Holzes. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XVIII, N. F. XI. Die Wasserbewegung im Holze. Ebenda, Bd. XIX, N. F. XII.

ausgeglichen wurden; sie contrahirten sich vielleicht, aber sie verschwanden nicht. Der herausgebohrte Zapfen musste also nach wie vor einen erheblichen Luftgehalt aufweisen.

Das Letztere war nun bei den angestellten Versuchen ausnahmslos der Fall; es ergab sich als unmittelbares Resultat der Beobachtung, dass die Gefässe und Tracheïden der Baumstämme neben Wasser auch Luft enthalten.


Fig. 3.

Bezüglich der Einzelheiten in der Ausführung habe ich nur wenig beizufügen. Für das Anbohren der Bäume hatte ich ursprünglich hohlcylindrische Bohrer bestimmt, deren kreisförmiges Ende mit Sägezähnen versehen war. Diese Instrumente sollten durch einen an der Oberfläche des Stammes festgeschnallten, mit Flüssigkeit gefüllten Cylinder bis zur Bohrstelle eingeführt und dann in Bewegung gesetzt werden. Es zeigte sich indessen bald, dass ein in forstmännischen Kreisen bereits bekanntes Instrument, der sogenannte Zuwachsbohrer, den zu stellenden Anforderungen in viel einfacherer Weise genügt. Es ist dies ebenfalls ein Hohlcylinder oder richtiger ein nach dem vorderen, mit scharfer Schneide versehenen Ende etwas verjüngter Hohlkegel (Fig. 3, der obere Theil im Längsschnitt), dessen Aussenfläche mit vorstehenden Schraubenwindungen ausgestattet ist. Mittels dieser Windungen kann das Instrument nach Art einer Schraube in den Baumstamm hineingetrieben werden. Der cylindrische Zapfen, welcher hierbei herausgeschnitten wird, füllt natürlich die kegelförmige Höhlung nur zunächst der Schneide vollständig aus; weiter nach rückwärts umgiebt ihn ein mantelförmiger leerer Raum, von welchem aus bei gewöhnlichem Gebrauch Luft in die angeschnittenen Zellen eindringt. Man hat indessen nur nöthig, die Höhlung des Bohrers, nachdem derselbe angesetzt worden, mit einer Flüssigkeit zu füllen, um die Möglichkeit des Luftzutrittes vollständig auszuschliessen. Die Bohrung kann alsdann ohne weitere Vorrichtungen in durchaus zweckentsprechender Weise ausgeführt werden.

Näheres über einzelne Versuche geben die folgenden, an Ort und Stelle gemachten Aufzeichnungen.

Pinus silvestris.

Versuch vom 7. Mai 1885. Aus einem etwa 2 Fuss dicken Stamm wurde in Brusthöhe unter ausgekochtem Wasser ein etwa 2 cm langer Zapfen herausgebohrt und in eben solchem Wasser aufbewahrt. Nach sechsstündigem Liegen enthielten die Tracheïden noch reichlich Luft, welche durchschnittlich etwa zwei Drittel des Lumens ausfüllte.

Die mikroskopische Untersuchung geschah ebenfalls in luftfreiem Wasser, so dass ein nachträgliches Eindringen von Luft in die Tracheïden unmöglich war. Dass die in letzteren ursprünglich vorhandenen Blasen Luft- und nicht Wasserdampfblasen waren, ging auch daraus hervor, dass sie beim Erhitzen des Präparates theilweise aus den Zellen hervortraten und sich im Wasser zu grösseren Blasen vereinigten, welche nach zwölfstündigem Liegen noch nicht verschwunden waren.

Ein aus demselben Stamm unter Luftzutritt herausgebohrter Zapfen verhielt sich ganz übereinstimmend. Ein Unterschied im Vergleich mit dem unter Wasser herausgebohrten konnte bezüglich des Luftgehaltes nicht constatirt werden.

Ebenso verhielten sich auch Holzzapfen, welche aus anderen Kieferstämmen unter ausgekochtem Glycerin herausgebohrt, in Glycerin aufbewahrt und mikroskopisch untersucht wurden. Beim Erwärmen des Objectträgers traten auch hier einzelne Luftblasen aus den Tracheïden in die umgebende Flüssigkeit hervor, wo sie selbst nach mehreren Stunden noch nicht verschwunden waren. Vom Glycerin konnten diese Blasen nicht herrühren, da dasselbe vorher durch starkes Erhitzen luftfrei gemacht worden war. Der Vergleich mit anderen, unter Luftzutritt herausgebohrten Zapfen ergab in keinem Falle einen merklichen Unterschied.

Fagus silvatica.

1. Versuch vom 9. Mai 1885. Die unter Glycerin herausgebohrten Zapfen zeigten in den Gefässen reichlich Luftblasen, während die Libriformzellen noch ganz mit wässerigem Zellsaft

erfüllt waren. Der Baum war eben im Begriff, die Blätter zu entfalten.

Die zur Vergleichung unter Luftzutritt herausgebohrten Zapfen verhielten sich ebenso.

Auch bei Wiederholung der Versuche am 16. Mai war das Lumen der Libriformzellen noch frei von Luftblasen.

2. Versuch vom 20. Mai. Unter Glycerin herausgebohrte Zapfen zeigten stellenweise auch in den hofgetüpfelten Libriformzellen kleine Luftblasen, welche stets im mittleren Theile des Lumens, nie an den Enden auftraten. — Entfaltung der Blätter schon ziemlich vorgeschritten.

Bohrversuche, welche unter Anwendung luftgesättigten Wassers ausgeführt wurden, ergaben dasselbe Resultat.

Quercus Robur.

Versuch vom 20. Mai 1885. Es wurden verschiedene Stämme unter Glycerin angebohrt. Die so gewonnenen Holzcylinder zeigten sowohl in den Gefässen wie in den Libriformzellen reichlich Luft. Hierbei konnte mit aller Bestimmtheit das Vorkommen einer Luftblase im zugespitzten Ende einer Libriformzelle constatirt werden. Doch ist dies ein seltener Fall; in der Regel liegen die Luftblasen stets im mittleren Theil des Lumens.

Alnus glutinosa.

Versuche vom 15. Mai 1885. Dieselben ergeben, dass in Gefässen und Libriformzellen reichlich Luft enthalten ist. In den letzteren führen öfter nur die beiden Enden noch Wasser, der ganze mittlere Theil wird von einer langen Luftblase ausgefüllt.

Betula alba und *Salix spec.* lieferten nach Beobachtungen vom 15. und 16. Mai genau dieselben Ergebnisse. Nach fünf- bis sechsstündigem Liegen der bei Luftabschluss herausgebohrten Zapfen in gewöhnlichem Wasser waren die Luftblasen merklich kleiner geworden, aber nicht verschwunden.

Es kann also nach den vorstehenden Versuchen keinem Zweifel unterliegen, dass die todten Elemente des Holzkörpers

— wenn wir von der Periode grösster Saftfülle absehen — neben Wasser auch Luft enthalten. Übrigens führt schon das bald sehr energische, bald auch sehr schwache Saugen frischer Schnittflächen zu dem nämlichen Schluss; denn diese Ungleichheiten beweisen, dass keineswegs immer derselbe Grad von Luftverdünnung im Holze vorhanden ist. Es kann also schon deshalb nicht bloss Wasserdampf in den leeren Räumen enthalten sein; wäre dies der Fall, so müsste die Saugwirkung stets dem Zuge einer vollen Atmosphäre entsprechen und folglich immer gleich lebhaft, wenn auch nicht gleich ausgiebig sein. Das Vorhandensein von Luft in den Zellen ergiebt sich also schon aus dieser einfachen Betrachtung mit aller Sicherheit.

Von dieser Thatsache ausgehend, wollen wir jetzt zu ermitteln suchen, wie sich Luftblasen und Wassersäulen im Holzkörper vertheilen und welches Volumverhältniss etwa zwischen diesen Inhaltsbestandtheilen bestehen möchte. Für die Tracheïden der Coniferen liegen hierüber bereits genügende Daten, vor Allem die werthvollen Bestimmungen R. Hartig's vor, wonach der Luftgehalt in den Lumina für gewöhnlich etwa zwischen 15 und 40 % variirt[1]). Dagegen fehlen meines Wissens einschlägige Messungen über die Länge der Luftblasen und Wassersäulen in den Gefässen der Laubhölzer. Um diese Lücke soweit möglich auszufüllen, wurden zunächst an den aus Buchenstämmen herausgebohrten Zapfen verschiedene Maassbestimmungen vorgenommen, welche für die untersuchten Objecte folgende Mittelwerthe ergaben.

Gefässe von *Fagus silvatica*.

Am 30. und 31. Mai 1885. Stamm.

I.	Mittlere Länge einer Luftblase . .	0,364 mm
	„ „ „ Wassersäule .	0,182 „
	Zusammen .	0,546 mm
II.	Mittlere Länge einer Luftblase . .	0,294 mm
	„ „ „ Wassersäule .	0,182 „
	Zusammen .	0,476 mm

[1]) Vgl. R. Hartig, Untersuch. aus dem forstbot. Institut zu München, II, S. 27 f.

Dasselbe Datum. Zweijähriger Ast.

III.	Mittlere Länge einer	Luftblase . .	0,220 mm
	„ „ „	Wassersäule .	0,160 „
		Zusammen .	0,380 mm

Am 2. Juni. Zehnjähriger Ast.

IV.	Mittlere Länge einer	Luftblase . .	0,322 mm
	„ „ „	Wassersäule .	0,091 „
		Zusammen .	0,413 mm

Am 18. Juni. Stamm.

V.	Mittlere Länge einer	Luftblase . .	0,392 mm
	„ „ „	Wassersäule .	0,060 „
		Zusammen .	0,452 mm

Am 23. Juni. Zweig von etwa 2 cm Durchmesser.

VI.	Mittlere Länge einer	Luftblase . .	0,378 mm
	„ „ „	Wassersäule .	0,168 „
		Zusammen .	0,546 mm

Für je eine Luftblase und eine Wassersäule zusammen ergiebt sich aus diesen Zahlenwerthen eine mittlere Länge von 0,469 mm.

Die Einzelbestimmungen, aus welchen die angegebenen Dimensionen berechnet wurden, beziehen sich auf Gefässstücke mit zwei bis sechs Luftblasen und zwischenliegenden Wassertropfen, welche sämmtlich einzeln gemessen wurden. Die Spannung der Gefässluft hatte sich mit derjenigen der Atmosphäre ausgeglichen.

Ausser den vorstehend mitgetheilten, ziemlich übereinstimmenden Ziffern liegen noch einige wenige Bestimmungen vor, die sich auf einen etwa 3 cm dicken Ast der Buche beziehen. Sie wurden am 19. Juni ausgeführt und ergaben ausnahmsweise eine mittlere Luftblasenlänge von 1,96 mm, indess die Wassersäulen im Durchschnitt 0,238 mm erreichten; zusammen also eine Länge von 2,198 mm. Wahrscheinlich war dieser Ast stärker exponirt, doch ist dies in den betreffenden Notizen nicht ausdrücklich bemerkt.

Ist die Luft in den Gefässen verdünnt, so nimmt sie natürlich einen entsprechend grösseren Raum ein. Setzen wir z. B. die

Lufttension zu einem Drittel der normalen an, so erreicht die mittlere Länge einer Luftblase für die unter I bis VI aufgeführten Fälle nahezu 1 mm. Je eine Luftblase und eine Wassersäule beanspruchen alsdann zusammen eine Röhrenlänge von 1,33 mm. Bei noch weiter gehender Verdünnung kann dieser Werth leicht auf 2 mm und darüber gesteigert werden.

II. Verhalten der Jamin'schen Kette.

Nach dem Vorstehenden befindet sich in jedem Gefäss unserer Laubhölzer eine Jamin'sche Kette, deren Luftblasen im Durchschnitt etwa eine Länge von 0,33 mm besitzen, während die damit alternirenden Wassersäulen nur ungefähr 0,14 mm erreichen. Je eine Luftblase und eine Wassersäule beanspruchen also zusammengenommen eine Röhrenlänge von 0,47 mm oder in abgerundeter Zahl = 0,5 mm. Diese durch directe Messung gewonnenen Angaben beziehen sich zunächst auf Baumstämme und dickere Äste und auf eine Luftdichtigkeit, welche derjenigen der Atmosphäre gleichkommt.

Um nun die Bewegungsvorgänge, welche in Folge von Druckdifferenzen in der Jamin'schen Kette stattfinden, einigermaassen beurtheilen zu können, ist vor Allem eine annähernde Bestimmung der Widerstände nöthig, welche einer Verschiebung der Wassersäulen entgegenwirken. Zu diesem Behufe wurde auf experimentellem Wege ermittelt, welche Druckhöhe eben ausreicht, um in Holzstücken von etwa 4—12 cm Länge die Jamin'schen Ketten in Bewegung zu setzen und folglich einen mehr oder weniger lebhaften Luftaustritt am abgekehrten Ende hervorzurufen. Ist diese Druckhöhe gegeben und überdies die mittlere Länge der Luftblasen und Wassersäulen bekannt, so lässt sich hieraus der Widerstand für die einzelne Wassersäule mit ihren zwei Menisken berechnen.

Es sei z. B. die gefundene Druckhöhe = 1200 mm Wasser, die Länge des benutzten Holzstückes = 100 mm, diejenige eines Gliederpaares in der Jamin'schen Kette, d. h. einer Wassersäule und einer Luftblase = 0,5 mm. Dann ist die Gesammtzahl der Gliederpaare und folglich auch der Wassersäulen in jedem Gefäss = 200 und der Widerstand für das einzelne Gliederpaar berechnet sich auf 6 mm, d. h. derselbe hält einer Wassersäule von 6 mm das Gleichgewicht.

Über die approximative Grösse dieses Widerstandes mögen nun einige Beispiele Auskunft geben.

1. An 120 mm langen, frisch ausgegrabenen Wurzelstücken von *Fagus silvatica* ruft eine Wassersäule von 1200 mm eine lebhafte Luftströmung hervor, während bei 600 mm Druck nur ein äusserst spärlicher Austritt von Luftblasen erfolgt. Betrachten wir also die erstgenannte Ziffer als maassgebend und setzen wir wiederum die Länge eines Gliederpaares = 0,5 mm, so ergiebt die Rechnung 240 Gliederpaare und pro Paar einen Widerstand von 5 mm Wasser.

Versuche mit anderen, nur 80 mm langen Wurzelstücken ergaben den etwas geringeren Widerstand von nicht ganz 4 mm.

2. Frische Wurzeln von *Alnus glutinosa* erforderten bei Anwendung von 100 mm langen Stücken einen Wasserdruck von 1200 mm, um die bezeichnete Luftströmung zu zeigen. Hieraus berechnet sich der fragliche Widerstand pro Gliederpaar unter denselben Voraussetzungen, wie oben, auf 6 mm Wasser.

Bei Wurzelstücken von 130 mm Länge und darüber war eine Wassersäule von 1200 mm ohne Wirkung.

3. Äste von *Populus alba* wurden in vier Quadranten gespalten und die letzteren nach Entfernung des Markes untersucht. Stücke von 80 mm Länge zeigten lebhaftes Austreten von Luftblasen bei einem Druck von 1200 mm Wasser. Der Widerstand in der Jamin'schen Kette beträgt hiernach = 7,5 mm Wasser pro Gliederpaar, immer unter der Voraussetzung, dass die Länge eines solchen Paares = 0,5 mm zu setzen sei.

5. Ebenso behandelte Äste von *Betula alba* lieferten genau dasselbe Resultat, also ebenfalls einen Widerstand von 7,5 mm pro Gliederpaar.

5. Zahlreiche, in derselben Weise angestellte Versuche mit ungefähr zolldicken Ästen von *Quercus Robur* ergaben bei Anwendung von etwa 50—60 mm langen Stücken einen mittleren Widerstand von 10 mm Wasser pro Gliederpaar.

6. Ebenso behandelte, etwa daumendicke Äste von *Fagus silvatica* zeigten an 60 mm langen Stücken lebhaften Luftaustritt bei Anwendung eines Druckes von 600 mm Wasser, woraus sich für die angenommene Länge eines Gliederpaares ein Widerstand von 5 mm pro Paar ergiebt.

7. Mehrjährige Zweige von *Salix fragilis* lieferten für den fraglichen Widerstand im Frühlingsholz etwas schwankende Werthe, im Mittel etwa 6—8 mm pro Gliederpaar.

Vergleichen wir nun diese Zahlen mit den von A. Zimmermann[1]) gefundenen Werthen, wonach der Widerstand der beiden Menisken eines Wassertropfens in der Jamin'schen Kette ein Viertel bis ein Sechstel der Capillarkraft beträgt, so muss der Unterschied in den Ergebnissen überraschen. Nach Zimmermann, dessen Untersuchungen sich allerdings nur auf Glasröhren beziehen, würde nämlich der Widerstand der einzelnen Luftblase (also nach obiger Bezeichnung der Widerstand pro Gliederpaar) bei einer Röhrenweite von 50 Mik. etwa 100 mm Wasser betragen, nach den vorstehend mitgetheilten Versuchen dagegen, bei welchen zum Theil Gefässröhren von ungefähr gleicher Weite den Ausschlag gaben, nur etwa 5—10 mm pro Gliederpaar.

Man könnte nun versucht sein, diesen Unterschied mit der Imbibitionsfähigkeit der Gefässwand in irgend welchen Zusammenhang zu bringen. Da jedoch erfahrungsgemäss für die Capillaritätserscheinungen nur die Benetzbarkeit der Substanz, nicht ihre chemische und molekulare Zusammensetzung maassgebend ist, so muss jede Vermuthung dieser Art von vornherein zurückgewiesen werden. Überdies ergaben directe Versuche mit etwa 3 mm langen Pfropfen aus dem Holze von *Aristolochia Sipho* und *Clematis Vitalba*, dass die Wassersäulen in den Gefässen sich keineswegs durch leichte Verschiebbarkeit auszeichnen.

Da ferner die Druckhöhen, bei welchen der Austritt von Luftblasen aus den Gefässen der Holzstücke beobachtet wurde, eher zu hoch als zu niedrig angegeben sind, so bleibt nur übrig, nach Fehlerquellen in der Längenbestimmung der Gliederpaare zu suchen. Solche Fehlerquellen sind in der That vorhanden. Erstlich ist zu berücksichtigen, dass die längeren Wassersäulen bei der Herstellung von Längsschnitten leichter getroffen werden als die kürzeren, weshalb für die Ausführung der Messungen sich vorwiegend Objecte darbieten, deren durchschnittliche Länge

[1]) A. Zimmermann, Berichte der Deutschen Bot. Ges., Bd. I, S. 384.

unter dem wahren Mittelwerth zurückbleibt. Dazu kommt sodann der Umstand, dass die untersuchten Aststücke wahrscheinlich mehr oder weniger verdünnte Luft enthielten, was zur Folge haben musste, dass die Wassersäulen durch den atmosphärischen Druck von den Schnittflächen aus nach der Mitte zusammengeschoben wurden. Der beobachtete Widerstand gegen Verschiebung rührte also voraussichtlich von einer Kette her, deren Länge mit derjenigen des Aststückes nicht übereinstimmte; die Berechnung pro Gliederpaar ergab daher eine zu kleine Ziffer.

Zuweilen lässt sich auch ganz direct beobachten, dass einzelne Gefässe weithin nur Luft, andere auf einer eben so langen Strecke nur Wasser führen. Beim Experimentiren geben alsdann die geringsten Widerstände den Ausschlag, während die mikrometrische Messung der Gliederpaare sich vielleicht auf ganz andere Ketten bezog.

Die Correcturen, welche mit Rücksicht auf diese Fehlerquellen anzubringen wären, sind leider einer genaueren Bestimmung auf directem Wege nicht fähig. Soviel ist jedoch sicher, dass die gefundenen Zahlenwerthe, sowohl für die Länge der Gliederpaare als für die hieraus berechneten Verschiebungswiderstände, kleiner sind als die wirklichen und zwar so erheblich, dass statt ihrer wahrscheinlich richtiger deren Multipla gesetzt werden können.

Trotz der bezeichneten Fehlerquellen mag es gestattet sein, uns vorläufig an die empirisch gefundenen oder willkürlich abgerundeten Werthe zu halten, nur um die folgende Betrachtung für bestimmte Zahlenverhältnisse durchzuführen. Es handelt sich jetzt nämlich darum, unter gegebenen Bedingungen die Vorgänge zu ermitteln, welche in der Jamin'schen Kette in Folge von Saugwirkungen am einen Ende derselben sich abspielen. Denken wir uns vorerst eine solche Kette einfachster Art in aufrechter Stellung. Luftblasen und Wassersäulen seien unter sich gleich, jede 1 mm lang. Die Röhrenweite betrage 0,05 mm; der Widerstand eines Gliederpaares (d. h. zweier Menisken) sei = 9 mm Wasserdruck, zu welcher Grösse für die Richtung von unten nach oben noch das Eigengewicht einer

Wassersäule zu addiren ist, so dass der Gesammtwiderstand sich auf 10 mm Wasser beziffert.

Stellen wir uns jetzt vor, die so beschaffene Kette sei längere Zeit einer starken Saugwirkung ausgesetzt, welche indess nur auf die oberen Gliederpaare einwirke. Zahlreiche Wassersäulen seien in Folge dessen bereits verschwunden und die Spannung der Luftblasen habe auch schon einen sehr niedrigen Grad erreicht. Wir könnten diese Spannung, um den extremsten Fall zu wählen, auf Null sinken lassen; der einfacheren Rechnung wegen mag es indess gestattet sein, sie dem oben bezeichneten Gesammtwiderstand von 10 mm Wasser gleich zu setzen. In diesem Falle beträgt also die Spannung der obersten Luftblase, deren räumliche Ausdehnung wir vorläufig unbestimmt lassen, in Wasser ausgedrückt = 10 mm, d. h. ungefähr $\frac{1}{1000}$ einer Atmosphäre. Die nächstfolgende Luftblase besitzt alsdann eine um den Widerstand der zwischenliegenden Wassersäule, also um 10 mm höhere Spannung. Dasselbe gilt auch von der zweit- und drittfolgenden u. s. w. Wir erhalten somit für die successiven Luftblasen die folgende Spannungsreihe, in welcher die Ziffern den Wasserdruck in Millimetern bezeichnen.

$$10, \ 20, \ 30, \ 40, \ 50, \ 60 \ldots\ldots n \cdot 10.$$

Im letzten Gliede rechts, also im n^{ten} der Reihe, sei die Spannung der Luft wieder derjenigen der Atmosphäre gleich, also rund = 10 m oder 10000 mm. Man hat also $n \cdot 10 = 10000$, woraus $n = 1000$, d. h. die 1000. Luftblase, von oben gerechnet, zeigt wieder die normale Spannung.

Um nun noch die Längenausdehnung der Luftblasen zu bestimmen, gehen wir von der Erwägung aus, dass das arithmetische Mittel aus den successiven Spannungen unserer Reihe = 5005 mm, also rund eine halbe Atmosphäre beträgt. Die Luftblasen haben also durchschnittlich halbe Normalspannung und folglich doppelte Länge. Diese Durchschnittswerthe entsprechen zugleich dem mittleren Glied der Kette, also der 500. Luftblase. Wenn aber diese Luftblase bei halber Spannung doppelte Länge besitzt, so steigert sich diese Länge von da bis zum oberen Ende auf das Vierfache. Die oberste Luftblase ist somit 4 mm, die 500. 2 mm, die 1000. (wie alle übrigen) 1 mm lang.

Wollte man die sämmtlichen Luftblasen bis zur n^{ten} wieder auf ihre ursprüngliche Grösse comprimiren, so müsste ihre durch-

schnittliche Länge auf die Hälfte reducirt werden. Dies könnte z. B. dadurch geschehen, dass 500 Wassersäulen von je 1 mm Länge einzeln in die Luftblasen eingeführt würden. Wenn dem aber so ist, so muss umgekehrt die angenommene Verdünnung der Luft durch das Verschwinden von 500 Wassersäulen zu Stande gekommen sein. Hieraus ergeben sich für den Zustand nach und vor der Saugwirkung folgende Verhältnisse.

Nach der Saugwirkung bestand die Kette bis zu demjenigen Punkte, wo keine Veränderungen mehr eintreten, aus 1000 Wassersäulen von je 1 mm Länge und aus 1000 Luftblasen von durchschnittlich doppelter Länge. Die Gesammtlänge der Kette beträgt also 3000 mm.

Vor der Saugwirkung waren es dagegen 1500 Wassersäulen und 1500 Luftblasen von je 1 mm Länge, zusammen also ebenfalls 3000 mm Kettenlänge.

Auf diese ausführliche Darlegung mögen nun noch einige Zahlenbeispiele folgen, welche sich unmittelbar an die oben mitgetheilten Versuchsergebnisse anlehnen.

1. Mittlere Länge der Luftblasen = 0,3 mm, der Wassersäulen = 0,2 mm, zusammen = 0,5 mm. Widerstand eines Gliederpaares gegen Verschiebung = 8 mm Wasser. Für die Spannungen der Luftblasen nach stattgefundener Saugwirkung ergiebt sich alsdann die Reihe 8, 16, 24 $n \cdot 8$, und da $n \cdot 8 = 10000$, so wird $n = 1250$. Nach der Saugwirkung besteht also das in Betracht kommende Stück der Jamin'schen Kette aus 1250 Luftblasen von durchschnittlich doppelter Länge und aus ebenso vielen Wassersäulen von ursprünglicher Länge. Die Gesammtlänge der Kette beziffert sich also auf $1250 \cdot 0,6 + 1250 \cdot 0,2 = 1000$ mm. Vor der Saugwirkung waren es dagegen 2000 Luftblasen à 0,3 mm und 2000 Wassersäulen à 0,2 mm, zusammen 600 mm Luft und 400 mm Wasser, also wieder = 1000 mm.

2. Mittlere Länge einer Luftblase = 0,22 mm, einer Wassersäule = 0,16 mm. Widerstand eines Gliederpaares gegen Verschiebung = 5 mm. Spannungsreihe also 5, 10, 15 $n \cdot 5$. Hieraus $n = 200$. Nach stattgefundener Saugwirkung enthält somit die Kette innerhalb der Verschiebungszone 2000 Luftblasen à 0,44 mm, welche einen Raum von 880 mm beanspruchen,

und 2000 Wassersäulen à 0,16 mm mit einer Gesammtlänge von 320 mm. Länge der Kette 880 + 320 = 1200 mm.

3. Mittlere Länge einer Luftblase = 0,39 mm, einer Wassersäule = 0,06 mm. Widerstand eines Gliederpaares = 4 mm Wasserdruck. Spannungsreihe demnach 4, 8, 12 $n \cdot 4$. Hieraus $n = 2500$. Innerhalb der Verschiebungszone enthält somit die Kette 2500 Luftblasen à 0,78 mm und 2500 Wassersäulen à 0,06 mm, was zusammen einer Kettenlänge von 1900 mm entspricht.

4. Länge der Luftblasen = 2 mm, der Wassersäulen = 0,24 mm. Widerstand eines Gliederpaares = 10 mm Wasserdruck. Spannungsreihe 10, 20, 30 $n \cdot 10$. Hieraus $n =$ 1000. Die Kettenlänge innerhalb der Verschiebungszone berechnet sich daher auf $100 \cdot 4 + 1000 \cdot 0{,}24 = 4240$ mm.

Ich bemerke hierzu, dass die angenommene Luftblasenlänge von 2 mm nur einmal beobachtet wurde (vgl. S. 214).

Lassen wir jetzt nachträglich die oben erwähnte Correction eintreten, indem wir den Widerstand der Wassersäulen erheblich höher ansetzen, so reduciren sich die berechneten Kettenlängen auf entsprechend kleinere Werthe, welche voraussichtlich nicht über 2—3 m hinausgehen.

Diese Berechnungen der Kettenlänge bis zu dem Punkte, wo die Verschiebung gleich Null wird, sind im Übrigen auf die Annahme basirt, dass die Wassersäule, welche nach stattgefundener Saugwirkung die oberste in der Kette ist, nicht mehr im Bereiche der osmotischen Saugung liege. Denn nur unter dieser Bedingung ist für den Augenblick ein stabiler Gleichgewichtszustand denkbar; in jedem anderen Falle würde die Entleerung der Gefässröhren noch fortdauern.

Die bezeichnete Annahme erscheint indess unter allen Umständen gerechtfertigt. Zwar ist die Grenze, bis zu welcher eine lebhafte Transpiration durch Vermittlung des Parenchyms wasserentziehend wirkt, nicht genau bestimmbar; wir wissen jedoch, dass die eigentlichen Verdunstungsflächen eines Baumes auf die Blätter und die jüngeren Zweige beschränkt sind und dass die osmotische Bewegung von Zelle zu Zelle, welche durch

den Wasserverlust herbeigeführt wird, nur eine ganz kurze Strecke weiter nach rückwärts reicht[1]). Die obersten Wassersäulen der Jamin'schen Ketten liegen also im Allgemeinen stets in den jüngeren Theilen der Baumkrone.

Ist diese Folgerung richtig, dann ergiebt sich aus dem Vorstehenden, dass die durch Transpiration bedingte Saugwirkung in der Jamin'schen Kette — diese für sich allein betrachtet — in der Regel ebenfalls nur auf die dünneren Äste beschränkt bleibt und voraussichtlich nur selten über die Basis der Krone herabreicht. Im astfreien Schaft ist folglich der Wassergehalt der Gefässe für die unmittelbare Saugwirkung der transpirirenden Krone gewöhnlich gar nicht erreichbar.

Von einer bis in die Wurzelspitzen sich fortpflanzenden Saugwelle, wie Böhm sie voraussetzte, kann also innerhalb der Gefässe, zumal bei höheren Bäumen, nicht wohl die Rede sein. Übrigens ist die Unhaltbarkeit dieser Vorstellung bereits von Godlewski[2]) in überzeugender Weise dargelegt worden.

Andererseits ist bekannt, dass ein nennenswerther Auftrieb von unten, d. h. von der Wurzel her, in den Gefässen nur während der Zeit des Blutens vorhanden ist. Mit der Entfaltung der Blätter ist diese Periode der Saftfülle abgeschlossen. Von jetzt ab besorgen die Wurzeln zwar immer noch den nöthigen Nachschub; allein dies geschieht mit so geringer Kraft, dass die Hiebfläche eines Baumstumpfes schon bei 1—2 m Abstand von der Erdoberfläche nicht mehr schwitzt, selbst dann nicht, wenn die Verdunstung vollständig beseitigt wird. Überdies bluten auch die tiefer gelegenen Schnittflächen oder Bohrlöcher eines Stumpfes offenbar nicht aus den Gefässen, sondern aus den saftreichen Tracheïden und Libriformzellen; dies ergiebt sich schon aus der Thatsache, dass die in den Holzkörper eingeführten Röhren nur Wasser, niemals Luftblasen aufnehmen.

Über diesen Punkt, auf den ich weiterhin zurückkommen werde, liegen mir verschiedene Versuchsergebnisse vor, von denen ich hier nur das folgende anführe.

[1]) Vgl. Westermaier, Über die Wanderung des Wassers im lebenden Parenchym. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1884, S. 1110.

[2]) Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Pringsheim's Jahrb., Bd. XV, S. 569 (1884).

Am 17. Juni 1885 wurden gegen Abend zwei Buchen in verschiedenen Höhen abgesägt, die eine kurz über dem Boden, die andere in Mannshöhe. Die stehen gebliebenen Stumpfe wurden dicht mit Wachsleinwand verbunden, so dass jede Verdunstung in die Luft vermieden war. Am anderen Morgen waren die Schnittflächen der beiden Stumpfe zwar feucht, jedoch ohne zu bluten. Am 20. Juni Morgens zeigte dagegen der kürzere Stumpf deutliches Bluten, indem die Schnittfläche unter dem Tuche ganz mit Wasser bedeckt war; der längere war unverändert geblieben, die Schnittfläche fühlte sich nur feucht an, wie bei frisch durchschnittenem Holze.

Zwei unten am längeren Stumpf angebrachte Manometer mit offener Röhre zeigten deutlichen Saftaustritt. Es trat aber nur Saft aus dem Holze aus, nicht etwa abwechselnd Wasser und Luftblasen. Ein drittes, etwa in halber Brusthöhe befindliches Manometer deutete auf Saugung von Seite des Stumpfes, was jedoch möglicher Weise eine bloss locale Erscheinung war[1]).

Die mikroskopische Untersuchung des Stumpfholzes ergab, dass die Gefässe reichlich Luft führten, während das Libriform ganz mit wässerigem Saft erfüllt war. Das Letztere scheint übrigens bei Laubhölzern nur selten vorzukommen; wenigstens erwies sich bei *Betula* und *Carpinus* zu derselben Zeit auch das Libriform im Stumpfholze stets lufthaltig, obschon beim Bluten ebenfalls nur Wasser austrat.

Wenn aber, wie aus dem Mitgetheilten hervorgeht, die Saugung von oben nur etwa bis zur Basis der Krone herab und die Druckwirkung von unten höchstens bis auf Mannshöhe hinauf reicht (in den Gefässen nicht einmal so weit), so kann die Bewegung der Jamin'schen Kette in demjenigen Theil des Stammes, welcher zwischen den bezeichneten Grenzen liegt, nur durch Kräfte bewirkt werden, die im Stamme selbst ihren Sitz haben. Diese von Saugung und Pressung in axiler Richtung unbeeinflusste Stammlänge kann bei hochschäftigen Bäumen leicht 15—20 m und darüber betragen.

[1]) In gleicher Höhe angebrachte Manometer verhalten sich nämlich keineswegs immer gleich; es kann vorkommen, dass das eine Saugen, das andere Bluten anzeigt. Die Schnittfläche eines dicht am Stamme abgeschnittenen Astes kann bluten, während der Stamm selbst unmittelbar darüber Wasser einsaugt.

Hierzu ist allerdings noch die Bemerkung zu wiederholen, dass die ganze vorstehende Betrachtung sich nur auf die isolirt gedachte Jamin'sche Kette bezieht. Im Baume selbst werden die erhaltenen Resultate durch die Luftspannungen im Libriform, welche anderen Gesetzen folgen, vielfach modificirt, und zwar je nach dem Saftreichthum des Holzes in verschiedener Weise. Die hierbei vorkommenden Wasserverschiebungen finden jedoch im Grossen und Ganzen nur in der Querrichtung statt und können daher vernachlässigt werden.

III. Das Wassernetz im Tracheïdensystem des Holzkörpers.

Nicht zu verwechseln mit den Gefässröhren, in denen Wassertropfen und Luftblasen sich zur continuirlichen Kette aneinander reihen, sind die ringsum geschlossenen Tracheïden (und Libriformzellen), obschon sie ebenfalls ein bewegliches System von Wasser und Luft enthalten. Mit Rücksicht auf die Saftbewegung im Holze liegt übrigens der Unterschied weniger in der Geschlossenheit der einzelnen Elemente, als vielmehr in der ungleichen Permeabilität der Zellmembran für Wasser und Luft. Während das Wasser schon bei geringem Druck von Zelle zu Zelle strömt, zumal in der Richtung der behöften Poren, erscheint die Beweglichkeit der Luft auf ein äusserst geringes Maass eingeschränkt. Die Luftblasen in den einzelnen Tracheïden befinden sich also in relativer Ruhe, indess der wässerige Inhalt an der allgemeinen Bewegung des Saftsteigens Antheil nimmt; jene Blasen verhalten sich gleichsam wie Inseln eines Flusses in der netzartig getheilten Strömung.

Aus diesem Verhalten erklärt sich die schon oben erwähnte Erscheinung, dass beim Bluten der Baumstumpfe im Sommer gewöhnlich nur Saft, ohne alle Beimengung von Luftblasen, aus dem Holze hervorquillt, selbst wenn Gefässe und Libriform reichlich Luft führen. Damit in Uebereinstimmung steht auch die mikroskopische Thatsache, dass die Luftblasen fast immer den mittleren Theil des Lumens (meist in Mehrzahl) und nur ausnahmsweise das spitze Ende desselben einnehmen. Würde die Luft der Strömung des Saftes folgen, wenn auch in langsamerer Bewegung, so müsste sie doch erst an die zugeschärften

Enden der Tracheïden sich anlegen, bevor sie dieselben durchsetzt, um in die Nachbarzelle zu gelangen; man müsste also öfter, als dies thatsächlich der Fall, endständigen Lufträumen begegnen.

Übrigens ist es nicht allein der Widerstand der Membranen, welcher die Luftblasen zurückhält; auch die Zuspitzung der Tracheïden spielt dabei eine bedeutsame Rolle; sie hat die nothwendige Folge, dass schon das einseitige Vorrücken einer Luftblase in das sich verengende Lumen der Spitze durch Capillarkräfte verhindert wird. Sobald nämlich das Wasser einer bestimmten Zelle sich am einen oder anderen Ende weiter in die Spitze zurückzieht oder in dieselbe zurückgedrängt wird, entwickelt die concave Grenzfläche des verschobenen Wassertropfens einen um so stärkeren capillaren Zug, je enger an der betreffenden Stelle das Lumen der Spitze. Das capillare Gleichgewicht ist folglich gestört; der kleiner gewordene Meniskus muss nothwendig dem mittleren Theil der Zelle sich wieder nähern, indem er Wasser aus den Nachbarzellen herüberzieht. Luft und Wasser werden sich überhaupt im Tracheïdensystem stets so vertheilen, dass die nach unten concaven Menisken in ihrer Gesammtheit dieselbe Kraftsumme repräsentiren, wie die nach oben concaven, und dass überdies die entgegengesetzten Kräfte in jeder Querschnittsscheibe einander gleich sind.

Die Luftblasen spielen also im Tracheïdensystem eine ganz andere Rolle als in der Jamin'schen Kette. Sie dehnen sich zwar in gleicher Weise aus, wenn der Saftabfluss an irgend einer Stelle grösser ist als der Zufluss; sie wirken auch hier wie dort activ auf die Wasserbewegung ein, wenn sie in Folge von Temperaturänderungen sich vergrössern oder verkleinern — aber sie bewegen sich im einen wie im anderen Falle nicht von der Stelle.

Die Strömungsbahnen des wässerigen Zellsaftes bilden hiernach bei ausreichender Saftfülle ein ununterbrochenes Netzwerk, in welchem die Bewegung von unten nach oben die Reibungswiderstände der eingeschalteten Membranen und überdies den hydrostatischen Gegendruck des Saftes zu überwinden hat. Der letztere allein würde für die grössten zwischen Gipfel und Basis beobachteten Spannungsunterschiede der Luftblasen, die rund auf eine Atmosphäre zu veranschlagen sind, eine Steighöhe von

10 m ergeben. Von dieser Höhe muss jedoch wegen der offenbar sehr erheblichen Widerstände ein gewisser Bruchtheil abgezogen werden, dessen approximative Bestimmung nur auf experimentellem Wege möglich ist[1]).

Nun wissen wir bereits, dass diese Widerstände im Allgemeinen erheblich kleiner sind als in der Jamin'schen Kette, da ja der nämliche Wurzeldruck, welcher im Libriform der Baumstumpfe deutliches Bluten bewirkte, den Inhalt der Gefässe nicht zu bewegen vermochte. In diesem Punkte lieferten die Versuche an *Fagus*, *Betula* und *Carpinus* (am 22. bis 27. Juni angestellt) stets dasselbe Resultat. Wenn folglich die Bewegung, welche eine Spannungsdifferenz von einer Atmosphäre in der Jamin'schen Kette hervorruft, gewöhnlich etwa 1—2 m, seltener mehrere Meter weit reicht, so ist für das Libriform die Annahme einer etwas höheren Ziffer, vielleicht 5—8 m, von vornherein gerechtfertigt. Es ist ferner in hohem Grade wahrscheinlich, dass der nämliche Druck in einem Libriform mit zahlreichen behöften Poren, also in eigentlichen Tracheïden, ceteris paribus eine ausgiebigere Bewegung bedingt, als in spärlich getüpfelten Holzzellen gewöhnlicher Art.

Bezüglich des Nachschubes von der Wurzel aus hat es übrigens kein praktisches Interesse, die Höhe, bis zu welcher ein Druck von einer Atmosphäre Bewegung im Libriform bewirkt, genauer zu bestimmen. Denn die Erfahrung lehrt ja, dass so grosse Druckkräfte während des Sommers gar nicht wirksam sind und dass die thatsächlich vorhandenen nur etwa bis Mannshöhe reichen. In dieser Höhe bluten die Hiebflächen der Baumstumpfe, auch wenn sie gegen Verdunstung geschützt sind, in der Regel nicht mehr, weder aus den Gefässen, noch aus dem Libriform.

Dagegen wäre es allerdings erwünscht, die Tragweite der von der Krone ausgehenden Saugung auch für die Extreme der Luftverdünnung, die hier vorkommen können, wenigstens annähernd zu kennen. Die zu lösende Aufgabe bleibt also immer dieselbe: es soll ermittelt werden, bis auf welche Entfernung der

[1]) Vgl. hierüber A. Zimmermann, Zur Kritik der Böhm-Hartig'schen Theorie der Wasserbewegung. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. I, S. 183 (1883). Ferner von demselben Autor: Zur Godlewski'schen Theorie der Wasserbewegung. Ebenda, Bd. III, S. 290 (1885).

Überdruck einer Atmosphäre Bewegung im Libriform und zwar in der Richtung von unten nach oben zu bewirken vermag.

Die bisherigen Beobachtungen geben uns hierüber keinen Aufschluss. Filtrationsversuche mit Coniferenholz können ihn nicht geben, so lange die Vorfrage, ob das Wasser theilweise durch gefässartige Tracheïdenreihen strömt, Zweifel gestattet. Und was das oft erwähnte Experiment von Th. Hartig betrifft, wonach ein auf die obere Schnittfläche eines saftreichen Holzstückes gebrachter Wassertropfen das sofortige Hervortreten eines Tropfens an der unteren Schnittfläche bedingt, so beweist dasselbe nur, dass der Druck einer Wassersäule, welche von Schnittfläche zu Schnittfläche reicht, alle der Bewegung entgegen stehenden Hindernisse zu überwinden vermag. Das heisst mit anderen Worten und mit specieller Berücksichtigung der gestellten Aufgabe: In einem Holzstück von 10 m Länge, dessen Wassernetz, continuirlich gedacht, bei lothrechter Stellung eine volle Atmosphäre repräsentirt, sind die vorhandenen Filtrationswiderstände kleiner als eine Atmosphäre. Soviel wusste man aber schon zum Voraus. Denn wären die beiden Grössen einander gleich, so könnte die Luftverdünnung in zusammenhängenden Wasserfäden von mehr als 10 m Länge gar keine Bewegung veranlassen, nicht einmal in horizontaler Richtung — was doch offenbar nicht zutrifft. Der Th. Hartig'sche Versuch lässt uns also vorläufig ebenfalls im Stich.

Aber vielleicht gelingt es, durch Wiederholung dieses Versuches unter verschiedenen Bedingungen weitere Anhaltspunkte zu gewinnen. Es ist zunächst leicht zu constatiren, dass saftreiche Aststücke beliebiger Laub- und Nadelhölzer stets dasselbe Resultat ergeben, auch wenn die Länge bis auf 2 m und darüber gesteigert wird, vorausgesetzt natürlich, dass die Lufttension im Libriform eine annähernd normale sei. Ist die Holzluft stark verdünnt, so wird begreiflicher Weise der oben aufgesetzte Tropfen sofort eingesogen, ohne ein Hervortreten von Wasser am unteren Ende zu veranlassen. Bringt man jedoch eine grössere Anzahl von Tropfen auf die obere Schnittfläche, so tritt an kürzeren Stücken, beispielsweise von 10—20 cm Länge, die erwartete Wirkung zuletzt doch ein. Bei längeren Asten genügt dagegen dieses Verfahren nicht, weil die vorhandenen Spannungsdifferenzen offenbar zu gering sind, um das Wasser

15*

im Libriform auf grössere Entfernungen hin in Bewegung zu setzen. Die Luftverdünnung kann alsdann nur durch längeres Liegenlassen im Wasser oder durch Anwendung von Druck beseitigt werden.

Prüfen wir zweitens die Grösse der Filtrationswiderstände etwas näher. Der Versuch ergiebt, dass ein saftreicher Spross von 1 m Länge schon bei einer Neigung von etwa 7° gegen die Horizontale an der tiefer stehenden Querschnittsfläche deutlich zu schwitzen beginnt, wonach also schon eine Wassersäule von etwa 12 cm das ganze 1 m lange Wassernetz zu verschieben im Stande ist. Ein 10 m langes Wassernetz würde demgemäss eine Druckhöhe von 1,2 m erfordern. Das ist also annähernd die Kraftgrösse, welche auf 10 m Länge durch die Reibung verloren geht. Ein voller Atmosphärendruck vermöchte demnach das Wasser im Libriform, sofern dasselbe zusammenhängende Fäden bildet, 8,8 m hoch zu heben[1]).

Ganz anders stellen sich die Bedingungen der Hebung, wenn das Holzstück keine zusammenhängenden Wasserfäden enthält, wie es bei grösserer Ausdehnung der Lufträume wohl immer der Fall ist. Dann ist selbstverständlich die Bewegung des Wassers nur unter Verdrängung der überall im Wege stehenden Luft möglich, welche bekanntlich durch feuchte Membranen äusserst langsam entweicht. Der Widerstand ist daher unter solchen Umständen sehr viel grösser, und darin liegt, wie ich glaube, eine vollständig ausreichende Erklärung jener auffallenden, schon von Th. Hartig beobachteten Ungleichheit des Manometerstandes an nahe liegenden Punkten — eine Erscheinung, die man bei allen derartigen Versuchen immer wieder beobachtet. Jede locale Saugung oder Pressung pflanzt sich eben nur in denjenigen Partien des Holzes weiter fort, in welchen die Continuität der Wasserfäden nicht unterbrochen ist.

Wie wenig in der Regel das im frischen Holze enthaltene

[1]) Andere Sprosse erheischten pro Meter einen erheblich stärkeren Druck, bis die in Rede stehende Verschiebung eintrat, ein frischer Ast von *Gingko biloba* z. B. etwa 28 cm Wasser. Die Hebungshöhe für einen vollen Atmosphärendruck würde in solchen Fällen entsprechend geringer, für *Gingko* z. B. auf 7,2 m zu veranschlagen sein. Derselbe *Gingko*-Spross ergab jedoch nach zweitägigem Liegen im Wasser pro Meter wiederum die im Texte mitgetheilte Ziffer von 10—12 cm Wasserdruck als Bedingung für das Schwitzen der unteren Schnittfläche.

Wasser auf einen einseitigen Druck reagirt, lehrt unter Anderem auch der folgende, Ende Mai ausgeführte Versuch. Eine mit Wasser gefüllte Röhre, welche mittels der unten beschriebenen Metallspitze luftdicht in einen Kiefernstamm eingesetzt war, wurde einem Drucke von 600 mm Quecksilber unterworfen. Trotz dieses ansehnlichen Druckes nahm das Holz innerhalb einer Stunde nur etwa 4—6 cbcm Wasser auf, und die in der Nähe angebrachten Manometer zeigten keine Veränderung. — Ähnliche Ergebnisse lieferten auch Versuche an einem Eichenstamm, sowie einige andere, bei einem Druck von 1 m Wasser angestellte, an Buchen und Hagebuchen.

Es ist, wie mir scheint, ohne Weiteres klar, dass solche Erscheinungen an lebenden Bäumen nicht etwa durch Vertrocknen der Membranen oder speciell der Schliesshäute in den Hoftüpfeln erklärt werden können.

Noch ein anderes, wiederholt beobachtetes Vorkommniss erklärt sich durch das Vorhandensein von Luftunterbrechungen im Wassernetz. Offene Manometerröhren, welche in gleicher Weise luftdicht in den Holzkörper eingesetzt waren, zeigten zuerst weder Saugen noch Bluten an; das Wasser in der Röhre blieb vollständig unbeweglich. Wurde nun aber mittels Quecksilberdruck etwas Flüssigkeit in den Baum hineingepresst, so fing das Holz plötzlich zu saugen an, und dieses Saugen dauerte nach dem Aufhören des Druckes noch längere Zeit fort. Offenbar war in diesem Falle ein kleines Stück des Wassernetzes ursprünglich nach allen Seiten durch Luft isolirt. An irgend einer Stelle wurde sodann durch Druck die Verbindung mit der Nachbarschaft wieder hergestellt und da hier eine schwache Luftverdünnung herrschte, so trat nun eine langsame Ausgleichung, also Saugen ein.

Dass der steigende Luftgehalt die Beweglichkeit des Wassers im Libriform beeinträchtigt, lässt sich übrigens auch im Laboratorium leicht nachweisen, vielleicht am besten an quer aus dem Holze gebohrten Zapfen. Ist nämlich das Libriform sehr saftreich oder sogar ganz mit wässerigem Inhalt erfüllt, so kann auch in der Längsrichtung des Zapfens, also quer zur Faserrichtung, leicht Wasser durchgepresst werden. Bei einem Weidenholzzapfen von 5 mm genügt z. B. der Druck einer Wassersäule von etwa 10 cm auf die Endfläche, um die andere

sofort zum Schwitzen zu bringen. Lässt man dagegen die Endflächen durch Liegenlassen des Zapfens langsam austrocknen. wobei Luft in die Libriformzellen eindringt, so hat selbst ein viel stärkerer Druck kein Schwitzen zur Folge.

Ebensowenig lässt sich bei mässigem Druck Wasser durch einen der Länge nach herausgeschnittenen Zapfen von Fichtenholz pressen, wenn derselbe vorher lufttrocken gemacht und dann wieder in einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre liegen gelassen wird. Die Luft kann alsdann durch die feuchten Membranen nicht entweichen (d. h. nur sehr langsam), das Wasser also auch nicht nachrücken. Nur wenn im Zapfen gefässähnliche Tracheïdenstränge vorhanden sind, die sich von einer Endfläche zur anderen erstrecken, steht natürlich dem Austritt der Luft durch diese Stränge kein Hinderniss entgegen. Bei den zur Untersuchung benutzten, etwa 10 cm langen Holzstücken traf jedoch diese Bedingung nicht zu; es ging weder Luft noch Wasser durch. Die fraglichen Stränge scheinen überhaupt im Fichtenholz stets nur eine beschränkte Längenausdehnung zu besitzen.

Wird dagegen ein lufttrockener Zapfen unter Anwendung starken Druckes wieder mit Wasser gefüllt, so erweist sich die aufgenommene Wassermasse nach wie vor beweglich. Ein Tropfen, den man auf die obere Endfläche aufsetzt, bewirkt sofort deutliches Hervorquellen von Wasser auf der unteren Fläche; auch genügt jetzt schon ein geringer Druck, um in kurzer Zeit erhebliche Wassermengen durch den Pfropf hindurchzupressen.

Sobald wir es also mit zusammenhängenden, wenn auch von Zellwänden durchsetzten Wasserfäden zu thun haben, sind dieselben nach jeder beliebigen Richtung des Raumes beweglich; nur ist der zu überwindende Widerstand selbstredend in der Querrichtung viel grösser als in der Längsrichtung, weil in jener auch sehr viel mehr Wände auf die Längeneinheit kommen. Die Durchlässigkeit der Membran für Wasser steht aber auch für die Querrichtung ausser allem Zweifel.

Nach den bisherigen Erfahrungen enthalten jedoch die Stämme der meisten höheren Bäume während der Sommermonate keine zusammenhängenden Wasserfäden. So z. B. bei *Pinus*, *Picea*, *Quercus*, *Betula*, *Alnus*. Hier lässt sich daher der Th. Hartig'sche Versuch an längeren

Stücken aus frischem Stammholz (ohne vorhergegangene künstliche Vermehrung des Wasservorrathes) nicht ausführen. Dagegen gelingt dies zuweilen bei *Fagus*[1]) und *Sorbus*, die sich beide durch grössere Saftfülle auszeichnen. Die erstgenannten Beispiele genügen indess vollständig, um zu beweisen, dass die Continuität der Wasserfäden nicht zu den Bedingungen des Saftsteigens gehört.

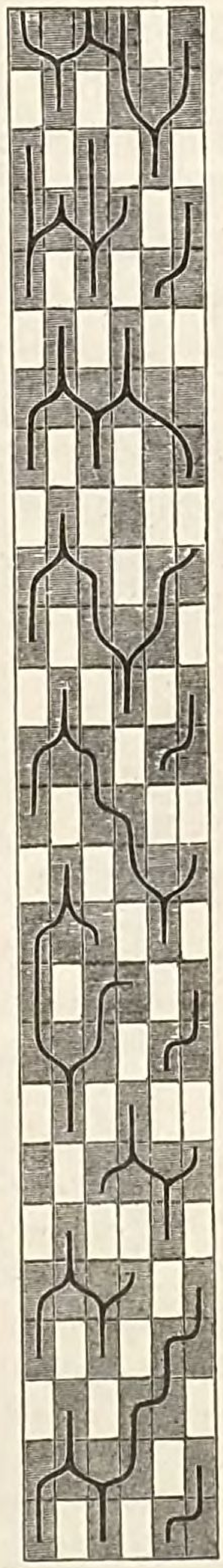


Fig. 4.

In diesem Punkte kann ich also der Ansicht R. Hartig's, welcher stets „eine zusammenhängende Wasserschicht, die nur durch Schliesshäute von einander getrennt wird", als zweifellos vorhanden annimmt[2]), nicht beipflichten. Aus dem Wassergehalt der Hohlräume lässt sich ein solcher Zusammenhang auch nicht mit Sicherheit folgern; denn ein Blick auf die schematische Fig. 4, in welcher die schattirten Partien Wasser, die weiss gelassenen Luft darstellen, lehrt ohne Weiteres, dass hier trotz eines Wassergehaltes von 65,3 % continuirliche Wasserfäden nur in der Ausdehnung der eingezeichneten Linien vorhanden sind. (Die Berührung der schattirten Rechtecke in den Eckpunkten darf nicht als Zusammenhang gedeutet werden.)

Im Anschlusse an diese Erörterungen will ich übrigens nicht unerwähnt lassen, dass der Th. Hartig'sche Versuch, von dem wir ausgegangen, schon verschiedene Deutungen erfahren hat. Th. Hartig[3]) selbst sieht in dem Vorgange eine Umkehrung des Saftstromes und meint, es sei „wohl nicht entfernt daran zu denken, dass es wirklich Schwerkraft ist, die obige Erscheinung veranlasst". Weiterhin sagt er darüber: „Für die merkwürdige Veränderung des Saftstromes durch

[1]) Nach Beobachtungen von Dr. Krabbe zeigte eine hochschäftige junge Buche von etwa 40' Höhe um Mitte Juni (nach etwas regnerischer Witterung) einen so grossen Saftreichthum, dass das Th. Hartig'sche Experiment an frischem Stammholz (1 m lang und darüber) bis zu einer Höhe von 20—30' sofort gelang.

[2]) Untersuchungen aus dem forstbotanischen Institut zu München, III, S. 76.

[3]) Bot. Zeitg. 1853, S. 311.

Veränderung in der Stellung des Triebes finde ich keine, selbst keine hypothetische Erklärung.“ Nach Sachs[1]) zeigt der Versuch deutlich, „dass auch die kleinsten Druckdifferenzen ausgeglichen werden“. Ebenso sieht R. Hartig[2]) darin einen schlagenden Beweis, „dass schon ein äusserst geringer einseitiger Druck im Stande ist, die Filtration des Wassers auf weite Strecken hin zu veranlassen“. Mit dieser Deutung erklärt sich auch Scheit[3]) einverstanden, ebenso Elfving[4]) in seiner Schrift über den Transspirationsstrom. Dagegen vertritt Godlewski[5]) eine mit der meinigen übereinstimmende Ansicht, indem er sagt: „Meiner Meinung nach beweist dieses Experiment nur, dass die Summe der Filtrationswiderstände sämmtlicher zu passirender Tüpfelwände geringer ist, als der Druck einer der Länge des zum Experiment benutzten Sprossstückes gleich hohen Wassersäule.“ Diesem Satze stimmt auch J. Vesque[6]) bei.

Über die factische Tragweite der durch Verdunstung bewirkten Saugung gewähren die am lebenden Baum in verschiedenen Höhen vorgenommenen Manometerversuche[7]) einige

[1]) Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, II, S. 296 (1879).

[2]) Die Gasdrucktheorie, S. 11 (1883).

[3]) Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XIX, S. 6 des Sonderabdr.

[4]) Act. Soc. Fenn., T. XIV, S. 12 des Sonderabdr. (1884).

[5]) Pringsheim's Jahrb., Bd. XV, S. 589 (1884).

[6]) Ann. agronom., t. XI, p. 489 (1885).

[7]) Für die hierbei benutzten Manometer hatte ich ursprünglich dolchartige Metallfassungen anfertigen lassen, welche der Länge nach bis in die Nähe der Spitze durchbohrt und nach den beiden Seiten mit 3—5 quer durchgehenden Öffnungen versehen waren. Diese Metallspitzen konnten ohne Vorbohrung in den Holzkörper hineingedrückt werden, womit der Vortheil verknüpft war, den Zutritt der Luft zu den Tracheïden gänzlich auszuschliessen. Nachdem sich jedoch herausgestellt, dass ein so vollständiger Luftabschluss während der Einführung des Instrumentes zwecklos war, wandte ich später vorzugsweise pfriemenförmige Metallspitzen an, die sich zum Einzwängen in ein frisch gemachtes Bohrloch eigneten. Dieselben waren übrigens in gleicher Weise längs durchbohrt und an der Aussenfläche mit 2—3 Reihen von Öffnungen versehen, durch welche der Saft vom Baum aus eintreten oder Wasser in den Holzkörper übergehen konnte. Beide Formen der Metallspitzen waren mit etwa 15 cm langen und 2—3 mm weiten Glasröhren in Verbindung, deren freies Ende man nach Gutfinden offen lassen oder aber luftdicht verschliessen konnte. Das Instrument mit sammt der Metallspitze wurde

beachtenswerthe Fingerzeige, obschon dieselben zunächst bloss den Zweck hatten, Bluten oder Saugen zu constatiren. So ergab z. B. eine am 22. Juni dicht über dem Boden abgesägte und aufrecht gestellte Birke, deren Stamm etwa 10 cm Durchmesser hatte, für die oberen Theile desselben schon am 24. Juni deutliches Saugen, das mit zunehmender Höhe etwas intensiver wurde, während die untersten, etwa 20—40 cm von der Schnittfläche angebrachten Manometer fast keine Veränderung zeigten. Leider wurde die Schafthöhe bis zur Krone nicht notirt; es geht aber schon aus der Dicke des Stammes hervor, dass der Wasserverbrauch und die dadurch bewirkte Luftverdünnung nicht über 3—4 m nach unten fortgeschritten war.

Ebenso war am 7. Juni bei einer jungen Eiche von etwa 16 cm Stammdurchmesser innerhalb der Krone lebhaftes Saugen zu beobachten (eine mit Wasser gefüllte offene Manometerröhre wurde in fünfzehn Minuten leer gesogen), während ein in mittlerer Höhe (noch über dem untersten Ast) angebrachtes Manometer zwar gleichsinnig, aber sehr schwach reagirte und ein zunächst der Basis befindliches gar keine Veränderung zeigte. Die Saugwirkung, welche bei der warmen Witterung jenes Tages (und der vorhergehenden) sich rasch gesteigert haben muss, war also kaum über die Mitte des noch jungen Stammes fortgeschritten. Sie dauerte aber am anderen Tage noch fort, obschon es die ganze Nacht hindurch geregnet hatte. Erst nach 2—3 weiteren, kalten und regnerischen Tagen, nämlich am 10. und 11. Juni, trat in das mittlere Manometer Luft aus dem Baume ein, das Wasser vor sich her drängend, während unten am Stamme und oben in der Krone weder Saugen noch Bluten zu bemerken war. Jetzt hatte also Wasserzufuhr von unten her stattgefunden; dadurch wurde aber nicht bloss das Saugen sistirt, sondern auch eine locale Compression der Luft herbeigeführt, was auf osmotische Vorgänge schliessen lässt.

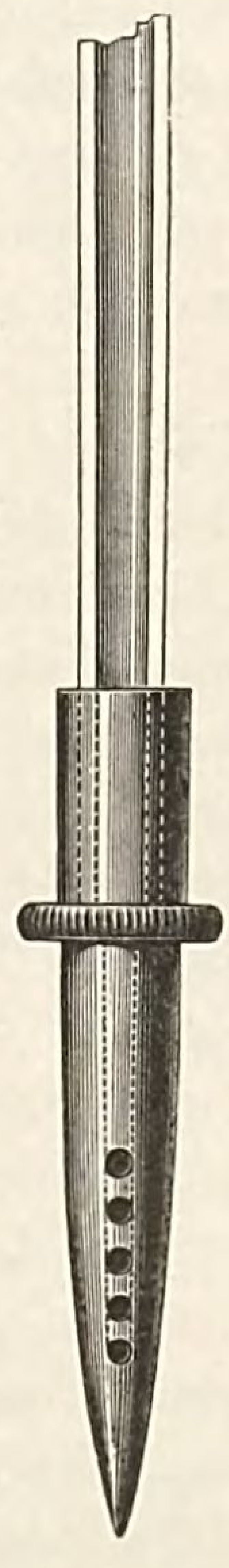


Fig. 5.

immer zuerst mit Wasser gefüllt, dann in den Baum hineingetrieben und eventuell mittels Lack und Glasstöpsel verschlossen. Eine solche Manometerspitze ist in Fig. 5 in natürlicher Grösse dargestellt.

Aus diesen langsamen Änderungen im Verhalten der Manometer, sowie aus anderen übereinstimmenden Beobachtungen muss überdies gefolgert werden, dass die Wasserbewegung in den Stämmen unserer Bäume (mit und ohne Gefässe) nur sehr langsam von statten geht. Geschwindigkeiten, wie sie Sachs[1]) für verschiedene Topfpflanzen fand (bis zu 1 m pro Stunde), kommen offenbar nicht vor. Soweit der normale Wassergehalt des frischen Holzes und die freilich nur annähernd bekannten Verdunstungsmengen pro Sommertag eine Schätzung gestatten, kann sogar die mittlere Geschwindigkeit nur auf etwa 3—5 m pro Tag veranschlagt werden.

Ich stütze mich hierbei auf Berechnungen wie die folgende. Eine 115jährige Buche von 16 m Schaftlänge und einem mittleren Durchmesser von 40 cm verdunstet nach von Höhnel[2]) vom 1. Juni bis zum 30. November etwa 9000 kg Wasser, also durchschnittlich 50 kg pro Tag. Das Volumen dieses Buchenschaftes berechnet sich auf $20^2\pi \cdot 1600$ oder rund zwei Millionen Cubikcentimeter. Nimmt nun das flüssige Wasser im Holze etwa ein Fünftel dieses Volumens ein, so sind das 400 kg Wasser. Die tägliche Verdunstungsgrösse beträgt alsdann ein Achtel des Gesammtvorrathes, setzt also im Schaft einen Nachschub von 2 m voraus. Es ist indess wahrscheinlich, dass dieser Werth unter Umständen, zumal im peripherischen Theil des Schaftes, auf das Doppelte und Dreifache steigt.

Welche Factoren die Geschwindigkeit des Saftsteigens in erster Linie beeinflussen, kann nach dem Gesagten kaum noch zweifelhaft sein. Es versteht sich ganz von selbst, dass die Grösse der Druckdifferenzen im Holze hierbei eine hervorragende Rolle spielt. Die besondere Vorstellung jedoch, welche R. Hartig und Russow bezüglich der Wirkung eines einseitigen Druckes auf die Schliesshaut der Tüpfel vertreten, erscheint mir wenig plausibel. Jedenfalls ist die Annahme, dass der Margo jener Haut erst bei einem erheblichen Überdruck für Wasser durchlässig werde, in klarem Widerspruch mit dem Th. Hartig'schen Versuch, der uns gezeigt hat, dass schon eine Wassersäule von 10—12 cm die sämmtlichen Filtrations-

[1]) Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. II.

[2]) Wollny's Forsch. auf d. Gebiete d. Agrikulturphysik, Bd. II, S. 416.

widerstände eines meterlangen Holzstückes zu überwinden vermag. Für eine Längsreihe von wasserführenden Tracheïden ergiebt sich demnach pro Filterwand ein so geringer Ueberdruck (etwa 0,00001 einer Atmosphäre)[1]), dass an eine nennenswerthe Dehnung des Margo als Folge desselben nicht gedacht werden kann. Andererseits ist sicher, dass Wasser auch bei hohem Druck (drei bis vier Atmosphären) leicht durch Holzpfropfen gepresst werden kann und zwar in Quantitäten, welche der Druckhöhe proportional bleiben. Wenn folglich der Torus sich hierbei an den Porenkanal anlegt, was ich dahingestellt lasse, so wird dadurch ein Verschluss für Wasser jedenfalls nicht zu Stande gebracht.

Zum Schlusse sei hier noch auf die mannigfachen anatomischen Verschiedenheiten hingewiesen, welche die Beweglichkeit des Wassers im Tracheïdensystem (und Libriform) beeinflussen. Vor Allem ist es ausser der Wanddicke im Allgemeinen die Zahl und Grösse der Poren oder, genauer ausgedrückt, der Flächeninhalt der zarten Schliesshäute, welcher bei der Filtration von Zelle zu Zelle vorzugsweise in Betracht kommt. Und zwar stehen sich in dieser Hinsicht zwei bekannte Extreme gegenüber: auf der einen Seite die typischen Tracheïden der Coniferen, Wintereen, Dracaenen u. s. w., welche für die Wasserleitung offenbar vortrefflich angepasst sind; auf der anderen Seite die dickwandigen Libriformzellen (Stereïden) mit spärlichen unbehöften Poren — eine Grenzform, die augenscheinlich vorwiegend mechanischen Zwecken dient, deren etwaige Betheiligung an der Wasserleitung wir demgemäss sehr niedrig zu veranschlagen haben. Zwischen diesen beiden Extremen liegen die zahlreichen Übergänge, die ich hier wohl als bekannt voraussetzen darf.

Wenn es aber richtig ist, dass von den Prosenchymzellen des Holzes nur die eigentlichen Tracheïden, d. h. die hofgetüpfelten Zellen als wasserleitende Organe bester Qualität zu bezeichnen sind, so gewährt es für die anatomisch-physiologische

[1]) R. Hartig berechnet die mittlere Druckdifferenz zwischen benachbarten Tracheïden, welche aber nach ihm genügen soll, um Filtration zu bewirken, zu 0,000003 Atmosphären (Unters. aus d. forstbot. Inst. zu München, III, S. 78). In der „Gasdrucktheorie“ wird dagegen diese Differenz (auf Grund anderer Voraussetzungen) zu 0,00004 Atmosphären angegeben (S. 12).

Betrachtung einiges Interesse, das Fehlen oder Vorkommen solcher Zellformen für eine grössere Zahl von Dicotylenfamilien nachzuweisen. Eine gedrängte Zusammenstellung diesbezüglicher Untersuchungen, welche in meinem Institut von E. L. Gregory ausgeführt wurden, mag daher an dieser Stelle gestattet sein[1]). Dabei bemerke ich, dass die dünnwandigen, gefässähnlichen Tracheïden, welche also nicht zugleich specifisch mechanische Elemente sind, in den folgenden Gruppen keine Berücksichtigung finden.

1. Bei einer ziemlichen Anzahl von Familien zeigen die untersuchten Repräsentanten keine anderen mechanischen Elemente, als mehr oder weniger dickwandige Libriformzellen mit behöften Poren. Diese Familien (oder Unterfamilien) sind:

Apocyneen, Asclepiadeen, Corneen, Dipsaceen, Dryadeen, Empetreen, Epacrideen, Ericaceen, Globularieen, Hypopityaceen, Magnoliaceen, Plataneen, Pomaceen, Proteaceen, Rhodoraceen, Roseen, Salpiglossideen, Staphyleaceen, Styraceen.

2. Eine kleine Gruppe von Familien und Subfamilien besitzt ausser den Libriformzellen (Stereïden) mit behöften Poren auch solche mit spärlichen unbehöften. Dahin gehören die

Amygdaleen, Campanulaceen, Celastrineen, Fagaceen *(Eufagus)*, Myrtaceen, Sapotaceen, sowie die Gattung *Spiraea*.

3. Eine grosse Zahl von Familien ist durch homogenes Libriform (Stereom) mit spärlichen unbehöften Tüpfeln ausgezeichnet. Dahin gehören die

Acanthaceen, Acerineen, Anonaceen, Araliaceen, Asperifolien, Berberideen, Betulaceen, Bignoniaceen, Compositen, Corylaceen, Ebenaceen, Euphorbiaceen, Juglandeen, Labiaten, Laurineen, Lobeliaceen, Meliaceen, Moreen, Myrsineen, Papilionaceen, Plumbagineen, Polemoniaceen, Primulaceen, Rhamneen, Rutaceen, Salicineen, Scrophulariaceen, Solaneen, Therebinthaceen, Ulmaceen, Umbelliferen, Valerianeen, Verbenaceen, Vitaceen.

[1]) Die ausführliche Darlegung dieser Untersuchungen (in englischer Sprache) steht bevor. — Inzwischen ist die umfassende Arbeit von Solereder (Über den systematischen Werth der Holzstructur bei den Dicotyledonen, München 1885) erschienen, in welcher auf das Verhalten der Tüpfel ebenfalls Rücksicht genommen ist.

4. Bei einigen Familien verhalten sich die verschiedenen Gattungen ungleich, indem die einen nur Libriform mit behöften, die anderen nur solches mit unbehöften Poren aufweisen. Diese Familien sind:

Caprifoliaceen, Oleaceen, Ranunculaceen, Saxifrageen, Tiliaceen, Zygophylleen.

Behöfte Poren finden sich z. B. in der Familie der Caprifoliaceen bei *Viburnum* und *Symphoricarpus*, unbehöfte bei *Sambucus*; ebenso zeigt unter den Gattungen der Oleaceen *Syringa* behöfte, *Ligustrum* und *Fraxinus* dagegen unbehöfte Poren.

Wie in zweifelhaften Fällen der Begriff „Tüpfelhof" abzugrenzen sei, mag hier unerörtert bleiben; ich bemerke bloss, dass kleine rundliche oder trichterförmige Erweiterungen, wie sie gelegentlich auch bei Stein- und Bastzellen vorkommen, in vorstehender Zusammenstellung nicht als hierher gehörige Bildungen aufgefasst sind.

Diese Verschiedenheiten in der Zahl und Ausbildung der Tüpfel dürfen indess keineswegs so gedeutet werden, als ob das physiologische Verhalten der Zellwand stets in augenfälliger Weise davon abhängig sei. Eine solche Abhängigkeit ist im Gegentheil nur unter übrigens gleichen Umständen und selbst dann nur bei Versuchsstücken mit ausgeprägt verschiedener Tüpfelung nachweisbar. Die Poren sind überhaupt nicht die einzige Bedingung für die Wegsamkeit der Membranen; Wanddicke, Beschaffenheit der Mittellamelle u. s. w. spielen dabei eine vielleicht ebenso wichtige Rolle. So ist z. B. das Weidenholz trotz der spärlichen unbehöften Poren auch in der Querrichtung (oder nach Verstopfung der Gefässe mit Cacaobutter) in hohem Grade durchlässig, weil das Libriform hier dünnwandig ist. Andererseits steht ausser Zweifel, dass im Coniferenholz die grössere Beweglichkeit des Wassers sich nach der Lage der behöften Poren richtet, obschon die Wanddicke der Tracheïden eine allseitig gleichmässige ist. Aber viel weiter als bis zu diesen leicht constatirbaren Unterschieden reichen die bisherigen experimentellen Erfahrungen nicht. Nach dieser Seite ist demnach die anatomisch-physiologische Kenntniss des Holzes noch keineswegs abgeschlossen.

IV. Kritische Bemerkungen.

Das in vorstehenden Mittheilungen enthaltene Resultat, wonach die Saugung der Krone im Verein mit dem Wurzeldruck und den in Gefässen und Tracheïden wirksamen physikalischen Kräften nicht ausreicht, um das Saftsteigen in höheren Bäumen zu erklären, stimmt im Wesentlichen mit der schon 1867 im „Mikroskop“ aufgestellten Ansicht überein[1]). Die daselbst beschriebenen Versuche und die daran geknüpften Erwägungen führten ebenfalls zu der unabweislichen Folgerung, dass ausser den eben genannten „noch andere Kräfte wirksam sein müssen, welche den Rest der zu verrichtenden Arbeit übernehmen“. Es blieb auch „nichts anderes übrig, als dieselben auf zahlreiche, nahe liegende Punkte zu vertheilen“, da eine Concentration dieser Kräfte in grösseren Abständen von einander Spannungen herbeiführen müsste, welche thatsächlich nicht vorhanden sind.

Gegen diese Darstellung sind in neuerer Zeit mancherlei Einwände erhoben worden, welche zum Theil die physikalischen Grundlagen betreffen, auf die auch meine heutige Ansicht sich stützt. Ich benutze daher diesen Anlass, um die wichtigeren Fragen, welche Gegenstand der Kritik gewesen sind, hier nochmals zu besprechen. Dabei mag es gestattet sein, die Differenzpunkte nach den Kräften zu gruppiren, welche beim Saftsteigen wirksam sind oder angeblich wirksam sein sollen.

1. Capillarität und Imbibition. Die Erscheinungen der Capillarität und der Imbibition haben offenbar einen gemeinsamen Zug, der im Einsaugen von Flüssigkeit in die feinen Kanäle oder Kanalsysteme einer festen Substanz zum Ausdruck kommt[2]). Sind diese Kanäle von blossem Auge oder doch mit Hülfe des Mikroskops zu erkennen, so hat man es mit Capillaren im gewöhnlichen Sinne zu thun. Man darf jedoch nicht vergessen, dass die Capillaritätsgesetze, wonach die Steighöhe des eingesogenen Wassers im umgekehrten Verhältniss zum Durchmesser steht, zunächst nur für die grösseren, einer genauen Messung zugänglichen Räume Geltung haben; für die kleineren,

[1]) Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, 1. Aufl., S. 382 ff., 2. Aufl., S. 378 ff.

[2]) Selbstverständlich ist hier bloss von Flüssigkeiten, welche die Substanz benetzen, die Rede.

beispielsweise unter 1 Mik. Durchmesser, ist eine Prüfung nach dieser Richtung ausgeschlossen. Man weiss in solchen Fällen nur noch, dass die Capillarkraft eine sehr beträchtliche Höhe erreicht (5—6 Atmosphären), aber das arithmetische Verhältniss derselben zur Grösse der Zwischenräume ist unbestimmbar. Dasselbe gilt natürlich auch von solchen Capillaren, welche nicht bloss unmessbar, sondern unsichtbar klein sind; es gilt daher auch für die Micellarinterstitien der Zellmembran.

Ob das Eindringen von Wasser zwischen die festen Theile der Substanz mit einer Volumveränderung des ganzen Gerüstes, sei es nun Expansion oder Contraction, verbunden sei oder nicht, ist für die Auffassung der Erscheinungen irrelevant. Wesentlich ist nur, dass die Substanz des Gerüstes sich im festen Aggregatzustand befinde, weil ohne diese Bedingung die Bezeichnung Capillare oder Capillarsystem ihre Berechtigung verliert. Der feste Aggregatzustand schliesst aber keineswegs aus, dass die einzelnen Theile des Gerüstes dehnbar und darum auch mehr oder weniger verschiebbar gedacht werden können. Zwei parallele, frei herabhängende Glasplatten, welche beispielsweise bis zu einem Abstand von 0,5 mm genähert und hierauf mit dem unteren Rande in Wasser getaucht werden, stellen unzweifelhaft einen Apparat zur Beobachtung von Capillaritätserscheinungen dar; aber in dem Augenblick, in welchem dieselben die Oberfläche des Wassers berühren und das letztere im Zwischenraum empor zu steigen beginnt, nähern sich die beiden Platten um eine messbare Grösse. Aus demselben Grunde müsste sich eine Capillarröhre, sofern nur die Wandsubstanz die nöthige Nachgiebigkeit besitzt, unter dem Einfluss der darin aufsteigenden Wassersäule verengern. Theoretisch betrachtet thut dies auch eine beliebige Glasröhre; nur ist hier die Verengerung viel zu klein, um gesehen zu werden.

Die Starrheit und Unverschiebbarkeit der Wände gehört also keineswegs zu den wesentlichen Eigenschaften eines Capillarsystems. Im Gegentheil müsste eigentlich jedes derartige System, dessen Gebälke die Wirkung der mit den concaven Menisken zusammenhängenden Druckverminderung zu tragen hat, eine entsprechende Verengerung seiner Kanäle und folglich eine Verkleinerung des Gesammtvolumens zeigen. Fraglich ist nur, ob diese Verkleinerung die Grenzen der Wahrnehmbarkeit erreicht.

Wählt man zur Prüfung dieser Frage beispielsweise einen Satz von etwa fünfzig Deckgläschen, zwischen die man von den Randflächen aus, durch Befeuchten der letzteren mit einem nassen Pinsel, Wasser eintreten lässt, so kann die Verkürzung des ganzen Satzes in Folge der Wasseraufnahme direct beobachtet werden. Sie betrug z. B. bei einem Versuche mit Deckgläschen = 0,4 mm, was für den einzelnen Zwischenraum 8 Mik. ausmacht. Hierbei kommt jedoch die Unebenheit der Flächen und wohl auch die Biegungsfähigkeit der Plättchen mit in Betracht. Gewöhnliche Objectträger, in ähnlicher Weise behandelt, ergaben eine erheblich geringere, aber doch deutliche Verkürzung, nämlich etwa 1 Mik. für den einzelnen Zwischenraum.

Das Eindringen der Flüssigkeit bedingt also unter den angedeuteten Verhältnissen, trotz des scheinbaren Contactes zwischen den übereinanderliegenden Platten, eine weitere Annäherung derselben um eine bestimmbare, zuweilen sogar recht erhebliche Grösse.

Lassen wir nun aber die capillaren Zwischenräume in Gedanken immer kleiner werden, bis endlich die Tragweite der bemerkbaren Anziehung zwischen fester Wandfläche und Wasser durchgehends grösser wird als der halbe Abstand der opponirten Wände, dann muss die Anziehung zwischen Substanz und Wasser, für sich allein betrachtet, ein Auseinanderdrängen dieser Wände und somit eine Volumvergrösserung herbeiführen, während die concaven Menisken nach wie vor auf eine Volumverminderung hinwirken. Es ist folglich im Verlaufe des Kleinerwerdens der Capillaren ein bestimmtes Grössenverhältniss denkbar, bei welchem die entgegengesetzten Einflüsse sich das Gleichgewicht halten, das Volumen also constant bleibt. Darüber hinaus erhält aber nothwendig die Anziehung zwischen Substanz und Wasser das Übergewicht, d. h. das Einsaugen von Wasser in die kleinen Zwischenräume ist von jetzt an mit Quellung verbunden.

Setzen wir mit Quincke[1]) den Abstand, bis zu welchem die Anziehung der Wand in merklichem Grade auf die Wassermoleküle einwirkt, gleich 0,05 Mik., so ergiebt sich allerdings für die grössten capillaren Zwischenräume, welche noch einen Überschuss im Sinne der Quellung ergeben können, eine

[1]) Poggend. Ann., Bd. 137, S. 402.

Dimension, welche die Grenzen mikroskopischer Wahrnehmbarkeit nicht mehr erreicht. Aber dessenungeachtet müssen diese Zwischenräume immer noch als „präformirte" betrachtet werden, und erst wenn sie bis zum Verschwinden enger geworden sind, ist der Zustand gegeben, den man für die Micellarconstitution der trockenen Membran anzunehmen pflegt.

Ich lege auf diese, wie mir scheint unabweisbaren Folgerungen bloss deshalb Gewicht, weil sie den von anderen Autoren betonten Gegensatz zwischen Capillarität und Imbibition auf seine wahre Natur zurückführen. Man braucht sich über den inneren Bau der Membranen nicht einmal eine bestimmte Vorstellung zu machen, um die Wasseraufnahme in gröbliche Capillarräume ganz allmählich, durch alle nur denkbaren Abstufungen hindurch, zur Imbibition werden zu lassen. Wo soll unter solchen Umständen die Capillarität aufhören und die Imbibition beginnen? Soll etwa die Grenzlinie nach der Zu- oder Abnahme des Volumens, oder vielleicht nach dem Fehlen oder Vorhandensein präformirter Kanälchen gezogen werden? Oder soll hierfür die mikroskopische Wahrnehmbarkeit der Kanälchen maassgebend sein? Das sind doch offenbar rein willkürliche Abgrenzungen, die auf keinen tieferen Gegensatz hinweisen.

Vergleicht man dagegen nach dem Vorgange von S a c h s die Imbibitionserscheinungen mit der Auflösung von Salz in Wasser, so fehlt bei diesem letzteren Process das feste Gerüste, welches für die sämmtlichen hier in Frage kommenden Capillaritätserscheinungen mit Einschluss der Imbibition charakteristisch ist; gemeinsam bleibt also nur noch die Anziehung zwischen Substanz und Wasser, alles Übrige ist grundverschieden.

Aus dem Gesagten geht nun aber weiter hervor, dass auch die B e w e g l i c h k e i t des Wassers in Capillarsystemen (und imbibirten Membranen) einem gemeinsamen Gesetze unterliegt. Wir müssen uns bekanntlich vorstellen, dass die Wassermoleküle, welche den Wänden eines Capillarraumes zunächst liegen, sich in einem unbeweglichen Zustande befinden. Bei der Strömung des Wassers durch solche Räume findet also nicht etwa Reibung zwischen ihm und der Wandsubstanz, sondern nur zwischen benachbarten Lagen von Wassermolekeln statt. Man weiss übrigens, dass das Eindringen von Flüssigkeit in feine Capillarsysteme,

wie z. B. in Kreide u. dgl., nur äusserst langsam von statten geht, sobald die Länge der Wassersäulen auf einige Centimeter gestiegen ist. Die Reibungswiderstände sind eben zu gross, um eine raschere Bewegung zu ermöglichen, und da sie mit der Capillarkraft steigen und fallen, so erreicht bei unmessbarer Kleinheit der Kanäle sowohl die bewegende Kraft, wie der zu überwindende Widerstand einen sehr hohen, wenn auch unbekannten Werth.

Es ist unter solchen Umständen schwer zu sagen, auf welche Weise jene ganz besondere Beweglichkeit, wie Sachs sie voraussetzt, in den imbibirten Membranen zu Stande kommen soll. Wenn sich Wasser an Wasser reibt, so kann doch der dadurch bedingte Widerstand bei abnehmender Grösse der Zwischenräume nicht mit einem Male wieder geringer werden; das ist nach meinem Dafürhalten geradezu unmöglich. Übrigens ist schon oft genug betont worden, dass diese angebliche Beweglichkeit weder direct beobachtet, noch aus irgend welchen feststehenden Thatsachen gefolgert werden kann.

Ähnlich verhält es sich mit jener Bewegung ganz anderer Art, welche J. Vesque[1]) durch Capillarkräfte zu Stande kommen lässt. Diesem Autor zufolge befindet sich zwischen der Wand einer Tracheïde und den darin enthaltenen Luftblasen stets eine dünne Wasserschicht, welche die damit alternirenden, scheinbar isolirten Wassertropfen unter einander verbindet. Wird nun einem dieser Tropfen von aussen her Wasser zugeführt, so fliesst ein Theil desselben durch die erwähnte dünne Schicht den benachbarten Tropfen zu. Dieser Vorgang wird namentlich für den Fall, dass nur die zugespitzten Enden der Tracheïden Wasser enthalten, während der ganze mittlere Theil mit Luft erfüllt ist, eingehend besprochen und durch Figuren veranschaulicht. Es heisst auf S. 484 der citirten Abhandlung wörtlich: „Non seulement le petit index d'eau maintenu dans la pointe supérieure d'une cellule ne pèse pas sur l'index de la pointe inférieure par l'intermédiaire de la mince couche d'eau qui revêt intérieurement les parois, mais si on faisait parvenir de l'eau dans la pointe inférieure, une partie de ce liquide

[1]) Sur le prétendu rôle des tissus vivants dans l'ascension de la sève. Ann. agronomiques, t. XI, p. 481.

glisserait en vertu de la capillarité le long des parois jusqu'à la pointe supérieure.“ Durch die vorhandenen Unterschiede in der Spannung der Luftblasen soll nun wirklich Wasser in die unteren Enden beliebiger Tracheïden hineingepresst und die bezeichnete Gleitbewegung überall im Holzkörper veranlasst werden. Darin eben liegt nach Vesque die Erklärung des Saftsteigens.

Prüft man nun aber die Belege, welche die gleitende Bewegung des Wassers zwischen Tracheïdenwand und Luftblase beweisen sollen, so erscheinen sie wenig befriedigend. Zunächst wird ein kleines Experiment beschrieben, das sich leicht wiederholen lässt (l. c., pag. 487): „Sur une lame de verre bien dégraissée à l'alcool, je trace à l'aide d'une plume à écrire, chargée d'eau légèrement teintée d'encre, si l'on veut, un trait de 2 à 3 millimètres de long; je lève ensuite la lame de manière à donner au trait une position verticale. L'évaporation ne tardera pas à diminuer la petite masse d'eau; si, en ce moment, je touche l'extrémité inférieure du trait avec la plume toujours chargée du même liquide, je vois subitement une partie de ce liquide monter jusqu'à l'extrémité supérieure du trait.“ In derselben Weise soll sich nun auch das Wasser zwischen Tracheïdenwand und Luftblase bewegen, weil ja die erforderliche dünne Flüssigkeitsschicht hier ebenfalls vorhanden sei.

Woher weiss nun aber der Experimentator, dass in dem Augenblicke, wo er die Feder zum zweiten Mal ansetzt, der gezogene Strich sich in einem Zustande befindet, welcher eine Vergleichung mit der unmessbar dünnen Wasserschicht zwischen Tracheïdenwand und Luftblase überhaupt gestattet? Es ist doch von vornherein wahrscheinlich, dass der beschriebene Versuch bloss die bekannte, durch Tropfenspannung bedingte Erscheinung veranschaulicht, die man eben so gut an erheblich grösseren Flüssigkeitsmengen, etwa von der Gestalt eines Cylindersegmentes, beobachten kann. Jedenfalls findet in wirklichen Capillarröhren, welche in der Mitte Luft und in den ausgezogenen Enden Wasser enthalten, ein solches Überfliessen von Meniskus zu Meniskus niemals statt, auch wenn die Wasserzufuhr in das eine oder andere Ende ohne Einschränkung gesichert ist. Man kann sich hiervon leicht überzeugen, indem man tracheïdenähnliche Röhren aus Glas zunächst mittels Durchsaugen von Wasser benetzt und dann in der angegebenen Weise füllt (so dass die

Enden Wasser, die Mitte Luft führt). Schliesst man jetzt das eine Ende mit einem Wachskügelchen ab und taucht hierauf das andere offene Ende mehr oder weniger tief in Wasser, wobei das letztere einen gewissen hydrostatischen Überdruck auf die Capillarröhre ausübt, so bleibt die Lage des oberen Meniskus auch bei längerer Dauer des Versuchs vollkommen unverändert; es findet also kein Zufliessen von unten her statt. Ja nicht einmal eine Diffusionsbewegung kommt in der fraglichen Flüssigkeitsschicht zwischen Luft und Glaswand zu Stande; denn färbt man z. B. die untere Wassersäule mit Eosin, so diffundirt keine Spur davon in die obere hinauf.

Eine Bewegung, wie sie Vesque voraussetzt, ist auch meines Wissens in den Schriften der Physiker, die sich mit Capillaritätserscheinungen beschäftigt haben, niemals constatirt oder auch nur hypothetisch gelehrt worden. Und was die einschlägige (wohl nur auf ungenügender Orientirung beruhende) mündliche Mittheilung Quincke's betrifft, von welcher Sachs in der vierten Auflage seines Lehrbuches (S. 653) spricht, so wird die hierauf basirte Vermuthung, sowie die Capillartheorie überhaupt, von Sachs selbst in den „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie" (S. 284) definitiv aufgegeben.

Die weiteren Versuche, welche Vesque zu Gunsten seiner Auffassung in's Feld führt (a. a. O., S. 487), beweisen bloss, dass das Wasser in Tracheïden, welche durch Austrocknen luftleer geworden, mit grosser Geschwindigkeit eindringt. Die Capillarität ist bei dieser Erscheinung unbetheiligt.

Unter diesen Umständen bedarf die Vertheidigung, welche Vesque der R. Hartig'schen Vorstellung widmet, wonach die Hebung der Wassertheilchen innerhalb der Tracheïden ebenfalls durch Capillarkraft geschieht, keiner besonderen Beleuchtung. Denn da beide Vorstellungen gleich unhaltbar, so ist es ein vergebliches Beginnen, die eine durch die andere stützen zu wollen [1]).

2. Gleichgewicht zwischen Verdunstung und capillarem Wassernachschub. Über diesen Punkt finden sich im „Mikroskop" eingehende Erörterungen, welche mit

[1]) Vgl. betreffend die R. Hartig'sche Darstellung Godlewski's Kritik in Pringsheim's Jahrb., XV, S. 583.

folgendem Satze abschliessen[1]): „Die Capillarität ist also nicht im Stande, ein System von capillaren Räumen, welche nach oben in eine verdunstende Fläche ausmünden, auch nur bis auf einige Fuss über das Niveau des umgebenden Wassers hinauf im gefüllten Zustande zu erhalten.“ Gegen die Richtigkeit dieses Satzes sind nun ausser den Einwänden, welche implicite schon in den Ansichten von R. Hartig und Vesque enthalten sind, noch Bedenken anderer Art erhoben worden, welche die Beweiskraft der von uns angestellten Versuche betreffen. So sagt z. B. Pfeffer[2]): „Wenn Nägeli und Schwendener Imbibition und osmotische Wirkung für unzureichend halten, um die genügende Menge Wasser in eine Pflanze zu schaffen, so kann man ihre Argumentation schon deshalb nicht gelten lassen, weil sie auf Capillarsysteme basirt ist, wie sie in der Pflanze nicht gegeben sind.“ In gleichem Sinne äussert sich Elfving[3]), indem er betont, dass es „bei der Hebung des Wassers in einem solchen Apparate vorwiegend auf die Beschaffenheit der Oberfläche“ ankomme.

Wie soll nun aber ein Capillarsystem beschaffen sein, um allen Anforderungen zu genügen? Nach meinem Dafürhalten ist jedes derartige Experiment um so schlagender, je einfacher die Verhältnisse liegen, vorausgesetzt natürlich, dass die wesentlichen Bedingungen erfüllt seien. Das Letztere traf jedoch bei dem in Rede stehenden Capillarsystem unzweifelhaft zu, da ja die Imbibition der Membran nur ein besonderer Fall der Capillarität ist. Übrigens lässt sich die von uns benutzte Einrichtung beliebig modificiren, indem man z. B. die Verdunstungsfläche mit Pergamentpapier überzieht oder dieselbe durch einen beblätterten Spross ersetzt u. dgl. Das Endresultat wird dadurch in keiner Weise oder doch nur insofern beeinflusst, als das der Gleichgewichtslage entsprechende Wasserniveau vielleicht um eine kleine Grösse höher oder tiefer rückt.

Will man aber durchaus Capillarsysteme, wie sie in der Pflanze gegeben sind, so bleibt eben nichts anderes übrig, als

[1]) Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, 1. Aufl., S. 372; 2. Aufl., S. 369.

[2]) Pflanzenphysiologie I, S. 127 (1881).

[3]) Über den Transpirationsstrom in den Pflanzen. Acta Soc. Scient. Fenn., T. XIV (1884), Sonderabdruck, S. 20.

die Versuche mit pflanzlichen Objecten vorzunehmen, indem man z. B. abgeschnittene Bäume oder Äste in aufrechter Stellung und mit verklebter Schnittfläche sich selbst überlässt. Was sich hierbei ergiebt, ist freilich längst bekannt: die Äste vertrocknen, zunächst an der Spitze und dann langsam weiter nach rückwärts, obschon die Membranen noch längere Zeit vollauf Gelegenheit hätten, die erlittenen Verluste aus dem unten vorhandenen Wasservorrath der Zellhöhlungen zu decken. Diese Deckung unterbleibt, weil die Imbibitionskräfte den vorhandenen Widerstand nur auf kleine Entfernungen zu überwinden vermögen.

Es sei hier noch speciell auf die neueren diesbezüglichen Beobachtungen R. Hartig's an eingeschnittenen, etwa hundertjährigen Fichten hingewiesen[1]). Das Vertrocknen der Rinde und Nadeln war hier von oben herab bereits bis zur Mitte eines 33 m hohen Baumes fortgeschritten, und doch enthielt das Lumen der Tracheïden im Splinte des Stammes noch 70 % Wasser und die Wandungen waren völlig gesättigt.

Damit in Übereinstimmung steht auch das Verhalten der Aststutzen und Schnittwunden beliebiger Bäume, indem der Verdunstungsverlust des bloss gelegten Holzes bekanntlich auf einen sehr kleinen Zeitraum beschränkt ist. Während dieser Zeit entleeren sich zunächst die Lumina der oberflächlichen, dann auch der etwas tiefer liegenden Tracheïden und Libriformzellen, weil ihr flüssiger Inhalt den verdunstenden Membranen zufliesst, und zuletzt gehen zunächst der Wundfläche auch diese in den lufttrockenen Zustand über. Ebenso entleeren sich die Gefässe und füllen sich dann mit Thyllen oder Gummi.

Der Abstand vom lufttrockenen bis zum vollgesättigten Zustand der Membranen scheint nach allen einschlägigen Beobachtungen selbst in der Richtung der Fasern nur wenige Centimeter zu betragen; in der Querrichtung ist er jedenfalls sehr gering.

Wie also nach Früherem die Durchlässigkeit des Holzkörpers für Wasser nicht auf einer wunderbaren Eigenschaft der Membran, sondern auf dem Vorhandensein continuirlicher Wasserfäden in den Hohlräumen beruht, so kommt auch die Undurchlässigkeit

[1]) Untersuchungen aus dem forstbot. Inst. zu München, III, S. 49 (1883). Die Gasdrucktheorie, S. 17 (1883).

der vertrockneten Wundflächen hauptsächlich durch den Luftgehalt der oberflächlichen Zellen zu Stande; Gummibildung oder Verharzung u. dgl. können den Effect höchstens vervollständigen.

3. Abnahme der Lufttension von unten nach oben. Man sollte meinen, die Beurtheilung der Folgen, welche Druckdifferenzen in der Holzluft haben können, biete keinen Anlass zu principiellen Meinungsverschiedenheiten, am allerwenigsten in Bezug auf das Maximum der möglichen Leistung. Denn Jedermann kennt doch das Barometer und weiss, dass ein voller Atmosphärendruck nur einer Wassersäule von etwa 10 m das Gleichgewicht hält. Auch ist leicht einzusehen, dass hieran nichts geändert wird, wenn man die Wassersäule durch quer oder schief ausgespannte permeable Membranen in zahlreiche kleinere Stücke theilt; nur findet alsdann das Steigen und Fallen des Wasserniveaus erheblich langsamer statt, weil die Filtrationswiderstände der Bewegung hinderlich sind.

Es ist ferner gleichgültig, ob die in der bezeichneten Weise septirte Wassersäule geradlinig oder schlangenförmig verläuft; denn der lothrechte Abstand zwischen den beiden Niveaus, auf den es ja ausschliesslich ankommt, wird dadurch weder grösser noch kleiner. Aus diesem Grunde ist es mir unverständlich, wie Böhm, R. Hartig und Elfving[1]) zu der Ansicht gelangen konnten, ein die Tracheïden durchsetzender, in Gestalt einer Schlangenlinie continuirlich verlaufender Wasserfaden sei durch die rechts und links liegenden Luftblasen oder auch durch die Filtrationswiderstände der Membranen gleichsam der Schwere beraubt und deshalb verhindert zu sinken. Meines Erachtens liegt hierin ein unzweifelhafter physikalischer Irrthum, der noch dazu mit dem bekannten Th. Hartig'schen Experiment in directem Widerspruch steht. Ich verweise betreffs der näheren Begründung dieses Urtheils auf die Mittheilung von A. Zimmermann[2]): „Zur Kritik der Böhm-Hartig'schen Theorie der Wasserbewegung."

Die Gleichgewichtsbedingungen eines Wasserbarometers

[1]) Über den Transpirationsstrom in den Pflanzen, a. a. O, S. 14 des Sonderabdruckes.

[2]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges., I, S. 183.

scheinen mir hiernach vollkommen klar zu liegen. Ob wir es mit einer einfachen Röhre oder mit einem durch Membranen septirten System, oder auch mit einem safterfüllten (todten) Holzkörper zu thun haben, immer wird sich das Wasserniveau bei einem Überdruck von einer Atmosphäre und bei genügendem Abschluss nach aussen auf etwa 10 m einstellen (wozu allerdings noch die capillare Steighöhe zu addiren wäre). Über diesem Niveau bildet sich nothwendig in allen Kammern unseres Systems, in allen Hohlräumen der Holzzellen eine Torricelli'sche Leere. Für den Holzkörper muss freilich an der Bedingung festgehalten werden, dass der flüssige Inhalt stets continuirliche Fäden bilde; denn wird ein solcher Faden irgendwo unterbrochen, so dass einzelne kleine Flüssigkeitssäulen ringsum an luftführende Räume grenzen, so bleiben diese abgetrennten Tropfen in beliebiger Höhe capillar suspendirt. Aber innerhalb eines zusammenhängenden Fadens ist das Sinken der Wassertheilchen bis zum bezeichneten Barometerstande unvermeidlich.

Trotz dieser Sachlage wird immer wieder der Versuch gemacht, mit der gegebenen Druckdifferenz im Holzkörper, die anerkanntermaassen nur ungefähr eine Atmosphäre beträgt, das Wasser bis in die Gipfel der höchsten Bäume emporzuheben und so das Unmögliche möglich zu machen. Nach Böhm's ursprünglicher Auffassnng[1]) sollte freilich der Luftdruck zunächst nur die durch Verdunstung wasserarm gewordenen Zellen etwas zusammenpressen, worauf dann diese letzteren vermöge der Elasticität ihrer Wände die frühere Form wieder anzunehmen streben und folglich auf die darunter liegenden Zellen wie Saugpumpen wirken. Dieser Vorgang setzt sich nach der Darstellung des Autors von Zelle zu Zelle fort und die dadurch verursachte Saugwelle geht bis in die äussersten Wurzelspitzen.

Nun ist aber klar, dass die Spannung der Membran dem von aussen wirkenden Luftdruck genau das Gleichgewicht hält und somit dieselbe Kraftsumme repräsentirt. Und da selbst eine volle Atmosphäre nur 10 m weit reicht, so kann auch die damit äquivalente Elasticität diese Grenze nicht überschreiten. Die angebliche Saugwelle müsste also in einem Abstande von höchstens 10 m vollständig aufhören. Wie sollte auch durch die

[1]) Sitzungsber. d. Wiener Akademie 1864, Bd. 50.

blosse Einschaltung einer zweiten Kraft, welche von der ersten, dem Luftdruck, abhängig ist, eine Verstärkung des Effectes zu Stande kommen?

Elfving scheint sich allerdings die Sache ganz anders vorzustellen. Er sagt auf S. 9 der citirten Abhandlung: „Der Luftdruck hat mit einer solchen theoretisch construirten Wasserbewegung gar nichts zu thun. Eine durch Luftdruck verursachte Bewegung setzt mit Nothwendigkeit eine Druckdifferenz, wie sie hier gar nicht vorkommt, voraus. Wenn man um das eine Ende einer nicht zu langen Röhre eine thierische Blase bindet, die Röhre mit Wasser füllt und dann das andere Ende in Wasser stellt, so wird in Folge der oben an der Membran stattfindenden Verdunstung neues Wasser allmählich in die Röhre hinaufsteigen, da nämlich die Luft von aussen her nicht durch die Blase eindringen kann. Bei dieser Bewegung spielt der Luftdruck keine Rolle, denn er ist oben an der verdunstenden Fläche und unten am Wasserspiegel derselbe.“

In diesen Worten ist aber offenbar wiederum ein Verstoss gegen die Physik enthalten. Es handelt sich ja bei dem besprochenen Versuche nicht um den barometrischen Druck auf die Aussenfläche der Blase am oberen und auf den Wasserspiegel am unteren Ende der Röhre, sondern um die Spannungen innerhalb derselben, und diese nehmen zweifellos von unten nach oben ab. Ist z. B. die Röhre = 1 m hoch und wird der volle Atmosphärendruck = 10 gesetzt, so beträgt die Spannung am oberen Ende = 9; ein hier eingesetztes Manometer würde diesen Werth direct angeben. Der Überdruck, den die atmosphärische Luft auf die Blase ausübt, ist demnach = 1. Nur mit dieser relativ geringen Kraft wird die Blase gespannt und nach innen gewölbt, während auf dem Wasserspiegel die volle Atmosphäre lastet.

Denken wir uns jetzt die Röhre 10 m lang, statt nur 1 m, so sinkt oben die Spannung auf Null, indess der Überdruck von aussen das Zehnfache erreicht, und gehen wir noch einen Schritt weiter, so entsteht unter der Blase ein luftleerer Raum.

Jede dieser Versuchsröhren müsste, wenn man sich die Wandungen elastisch vorstellt, in Folge der bezeichneten Druckdifferenzen nach oben zu enger werden; sie befände sich hier in Druckspannung und hätte folglich das Bestreben, wieder zur

ursprünglichen Form zurückzukehren, ganz so wie die Böhm'schen Zellen. Ohne Luftdruck geht es also nicht. Im leeren Raum wäre der Versuch überhaupt unmöglich.

In neuerer Zeit hat übrigens Böhm[1]) auf die Herbeiziehung der elastischen Zellwände verzichtet und die Wasserbewegung direct durch Spannungsdifferenzen in der Holzluft zu erklären versucht. Was diese zu leisten im Stande sind, wurde indess bereits besprochen.

Unter den allerneuesten Veröffentlichungen, welche sich auf die Wasserbewegung in der Pflanze beziehen und behufs Erklärung derselben zu Druckdifferenzen ihre Zuflucht nehmen, erwähne ich noch die bekannte Arbeit Godlewski's[2]). Zwar verlegt dieser Autor die wichtigste Triebkraft in die Markstrahlzellen, welche zugleich als Druck- und Saugpumpen wirken sollen; die Vorstellung aber, dass eine solche Zelle das Wasser stets aus tiefer liegenden Tracheïden schöpfe und dann durch Vermittlung eines Übergangsgliedes in eine höher gelegene Tracheïde hineinpresse, wird ausdrücklich mit der nach oben hin abnehmenden Lufttension in Beziehung gebracht.

Das Spiel dieser Saug- und Druckpumpen wird nun aber in einer Weise geschildert, dass man annehmen muss, es befinden sich im Holze continuirliche Wasserfäden. Die einzelne Markstrahlzelle schöpft nämlich nach Godlewski immer aus allen Tracheïden, mit denen sie in unmittelbarem Contact steht, was doch voraussetzt, dass sie stets an wassererfüllte Räume, nicht etwa an Luftblasen grenze. Ein solcher Wasserreichthum ist aber ohne die (von Godlewski allerdings nicht ausdrücklich gemachte) Annahme continuirlicher Wasserfäden kaum denkbar, und da diese letzteren in 40 m hohen Bäumen zunächst der Basis einen Druck von vier Atmosphären verursachen müssten (der bekanntlich niemals vorkommt), so steht die ganze Darstellung mit der Erfahrung im Widerspruch.

Wollte man aber annehmen, die Wasserfäden seien nicht continuirlich, sondern höchstens einige Centimeter lang, so wäre zwar damit der hohe Druck in den Tracheïden vermieden, da

1) Bot. Zeitg. 1879 und 1881.

2) Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Pringsheim's Jahrb., XV (1884).

in diesem Falle jede Wassersäule durch Capillarität getragen würde; allein die Saug- und Druckwirkung könnte dann nicht mehr in so einfacher Weise construirt werden. Denn setzen wir, wie oben, die Baumhöhe = 40 m, so beträgt der durchschnittliche Unterschied in der Lufttension pro Centimeter höchstens den viertausendsten Theil einer Atmosphäre, folglich für die Tracheïden, welche an die nämliche Markstrahlzelle grenzen, noch viel weniger. Wenn wir also in Übereinstimmung mit der Darstellung Godlewski's annehmen, die periodischen Turgorschwankungen in den Markstrahlen seien erheblich, so könnte nach Maassgabe der Lufttension der Mehrbetrag von Wasser, welcher der oberen Tracheïde im Vergleich mit einer unteren zugeführt würde, nur ein verschwindend geringer sein. Sinkt z. B. der hydrostatische Druck in den Zellen von 5 Atmosphären auf $4^1/_2$, so wird das entsprechende Wasserquantum mit einer so grossen Kraft ausgestossen, dass die bezeichnete Differenz in der Lufttension kaum noch in Betracht kommt. Die Thätigkeit der Markstrahlzellen würde sich unter solchen Verhältnissen zu einer wahren Danaïdenarbeit gestalten.

Godlewski nimmt nun freilich, um seinen Zweck zu erreichen, nicht bloss Druckdifferenzen in der Holzluft, sondern auch Veränderungen im Protoplasma zu Hülfe, und diese letzteren sollen der Art sein, dass das Wasser nur an einer bestimmten Stelle aus der Markstrahlzelle ausgestossen und an anderen Stellen aus den Tracheïden eingesogen wird. Damit kommen wir aber auf ein Gebiet, auf dem jede Controle ausgeschlossen ist. Es kann uns also auch nichts daran hindern, der Phantasie noch etwas mehr Spielraum zu gewähren und jede Markstrahlzelle zu einer untadelhaften Saug- und Druckpumpe zu gestalten, die mit der Geschwindigkeit eines pulsirenden Herzens immer nur von unten her Wasser einsaugt und nach oben wieder abgiebt. Kein Zweifel, dass derartige Pumpwerke auch ohne Berücksichtigung der Lufttension das Wasser auf die höchsten Bergspitzen zu heben gestatten. Man braucht sich ja bloss vorzustellen, am Abhange eines Berges befinden sich in verschiedenen Höhen offene Wasserbehälter und zwischen je zweien eine solche Saug- und Druckpumpe, welche jedesmal aus dem unteren Behälter schöpft und das aufgenommene Wasser in den nächstoberen ergiesst — dann sind alle Schwierigkeiten überwunden.

So lange wir jedoch auf empirischem Boden stehen bleiben, ist es wahrscheinlicher, dass die Plasmahaut in den Tüpfeln die für einen so regelmässigen Gang der Pumpe nöthige Steuerung nicht zu bewerkstelligen vermag. Jedenfalls fehlt es durchaus an thatsächlichen Hinweisen auf einen rhytmischen Wechsel in der Durchlässigkeit, wie Godlewski ihn voraussetzt.

Übrigens will ich keineswegs verhehlen, dass ich mir die Leistung der Markstrahlen und Holzparenchymstränge in Bezug auf den schliesslichen Erfolg ebenfalls ungefähr so vorstelle, wie ich sie vorhin geschildert habe, d. h. als ein Schöpfen aus tiefer liegenden und ein Abgeben an höher gelegene Hohlräume. Nur halte ich as für natürlicher, innerhalb der Parenchymzellreihen mit Westermaier[1]) die osmotische Saugung wirken zu lassen und derselben sogar den grösseren Theil der Hebungsarbeit zuzuschieben. Die kurzen Wasserfäden würden hierbei bald an gewissen Stellen unterbrochen, bald an den Enden mit anderen verschmolzen. Ob es gelingen wird, die Richtigkeit dieser Vorstellung definitiv zu begründen und die Bedingungen der Hebung bestimmt zu formuliren, mögen weitere Untersuchungen lehren.

4. Osmotische Kräfte. Durch die Untersuchungen Pfeffer's und durch verschiedene spätere Mittheilungen anderer Autoren wurde definitiv festgestellt, dass der osmotische Druck in den lebenden Zellen eine viel bedeutendere Höhe erreicht, als man nach dem früheren Stande unserer Kenntnisse annehmen durfte. Man könnte nun versucht sein, aus dieser Thatsache den Schluss zu ziehen, dass nun auch die Hebung des Saftes durch den osmotischen Druck auf eine entsprechend grössere Höhe möglich sei. Das ist nun in Wirklichkeit nicht der Fall. Denn was zunächst die Erscheinungen des Blutens anbelangt, so bleibt natürlich die schon von Hales beobachtete Steighöhe des Saftes als empirische Thatsache bestehen, die factische Tragweite des Blutungsdruckes somit unverändert. Auch ist erwiesen, dass dieser Druck während der eigentlichen Vegetationsperiode auf eine sehr geringe Grösse herabsinkt. Was sodann zweitens die osmotische Saugung im Parenchym betrifft, so er-

[1]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1883.

giebt sich aus den Untersuchungen Westermaier's[1]), dass die dadurch bewirkte Wasserbewegung sich nur auf wenige Centimeter erstreckt. Ob es bloss 3—4 oder unter besonders günstigen Umständen vielleicht 30—40 cm sind, ist für unsere Betrachtung gleichgültig.

Die Einwände, welche Scheit[2]) diesen Versuchen Westermaier's entgegenhält, sind mir unverständlich geblieben. Er vermuthet nämlich (a. a. O., S. 10 des Sonderabdruckes), „dass an der Oberfläche der verwendeten epidermalen Streifen durch Capillarwirkung Wasser empor geleitet worden und dann erst nachträglich die Quellung der verwendeten Objecte eingetreten sei.“ Wäre diese Vermuthung begründet, so müsste die Tragweite der osmotischen Saugung noch niedriger taxirt werden, als es bereits geschehen.

Die Versuche, welche von demselben Autor angestellt wurden, um das Vorhandensein des Wurzeldruckes zu constatiren, betrachte ich als völlig verfehlt. Scheit brachte nämlich Zweigstumpfe verschiedener Holzgewächse mit der Luftpumpe in Verbindung und beobachtete dann, dass in der Regel schon nach einigen Kolbenzügen, und um so mehr bei stärkerer Evacuation, Wasser aus dem Holze hervortrat. Und das soll eine Wirkung des Wurzeldruckes sein!

Bezüglich der osmotischen Vorgänge, welche Westermaier zur Erklärung der Wasserbewegung voraussetzt, halte ich vorläufig mit meinem Urtheil zurück. Einzelne Punkte scheinen mir jedenfalls einer näheren Prüfung zu bedürfen. Wenn aber Godlewski und Scheit auch den Grundgedanken bekämpfen, dass die osmotische Saugung überhaupt an der Hebung des Saftes betheiligt sei, und zugleich den Einwand erheben, das Westermaier'sche Schema sei auf die Abietineen gar nicht anwendbar, so gehen sie meines Erachtens zu weit. Der letztere Einwand ist jedenfalls vollkommen unbegründet, da ja die Markstrahlen der Abietineen durch das Rindenparenchym auch in der Längsrichtung verbunden sind. Warum sollte das nicht genügen?

Dass die Parenchymzellen des Holzes bei der Hebung des

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1884, S. 1105.

[2]) Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft 1886, Bd. XIX, N. F. XII.

Saftes direct betheiligt sind, scheint mir übrigens aus verschiedenen Thatsachen mit ziemlicher Bestimmtheit hervorzugehen. Wären die Druckdifferenzen in der Holzluft die einzige Kraftquelle für die zu leistende Arbeit, so könnten erhebliche Ungleichheiten im Saugen oder Bluten an benachbarten Stellen des Holzkörpers nicht wohl vorkommen, da ja der Theorie zufolge die geringsten Unterschiede sich sofort ausgleichen müssten. Es wäre namentlich undenkbar, dass ein Baumstamm, der nach zwei bis drei Regentagen durch Nachschub von unten etwas wasserreicher geworden, in mittlerer Höhe (wo vorher Saugen stattfand) Luft in das hier angebrachte Manometer hineinpresst, während oben in der Krone und insbesondere unten am Stamm weder Saugung noch Pressung stattfindet. Ein solcher Fall wurde indess oben (S. 233) mitgetheilt; er deutet, wie mir scheint, unverkennbar auf eine vis a tergo, die im Stamme selbst, und zwar im mittleren Theil desselben, ihren Sitz hat.

Andererseits berichtet Th. Hartig[1]), „dass während der Zeit lebhafter Verdunstung durch die wiederhergestellte Belaubung der Bäume, also lebhaftesten Saftsteigens, die mit Manometern armirten Bohrlöcher, wenn sie frisch gefertigt sind, weder Druck noch Saugen anzeigen, durchaus indifferent sich verhalten". Er folgert hieraus, dass in solchen Fällen von einer Hebung des Holzsaftes durch Luftdruck nicht die Rede sein kann. Ich muss nun allerdings beifügen, dass die Beobachtungen Th. Hartig's (wie ich seinen anderweitigen Manometerversuchen entnehme) sich nur auf den unteren Theil des Stammes beziehen; bemerke aber, dass das erwähnte indifferente Verhalten nach eigenen Versuchen wenigstens bis auf mittlere Höhen etwas Gewöhnliches ist. Für grössere Stammhöhen fehlen mir zur Zeit einschlägige Beobachtungen.

Es mag ferner daran erinnert werden, dass der Wassergehalt des Holzkörpers gerade während der Wintermonate, also bei Laubhölzern nach dem Blattfall, häufig eine beträchtliche Zunahme erfährt. Da nun der Wurzeldruck um diese Zeit sehr gering ist, so muss die entsprechende Wassereinfuhr theils auf Ausgleichung von Differenzen in der Lufttension, theils auf osmotische Vorgänge in den parenchymatischen Zellen zurück-

[1]) Anat. u. Physiol. d. Holzpflanzen, S. 358.

geführt werden. Die Druckdifferenzen allein könnten wohl eine Änderung in der Vertheilung des vorhandenen Wassers, also eine Zufuhr für gewisse Punkte, nicht aber eine Vermehrung des Gesammtvorrathes bedingen. Denn angenommen, die Holzluft sei im oberen Theil eines hohen Stammes auf $\frac{1}{5}$ der Normalspannung verdünnt (was nicht häufig vorkommen dürfte), so erstreckt sich die Saugwirkung dieser Region höchstens 7 m weit nach unten; der ganze übrige Theil bleibt davon unberührt. Nimmt er dennoch Wasser auf, so müssen es eben andere Kräfte sein, welche diese Aufnahme ermöglichen. Und da wir keinen Grund haben, etwa an elektrische Kräfte zu denken, so bleibt nur übrig, zur Osmose und der damit zusammenhängenden Filtration unsere Zuflucht zu nehmen. Aber freilich ist hier noch manche Frage zu lösen, bis endlich eine befriedigende Einsicht in das Spiel der Parenchymzellen erlangt ist.

XI.

Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1892, S. 911—946.

Seit der Veröffentlichung meiner „Untersuchungen über das Saftsteigen[1]“, welche hauptsächlich darauf gerichtet waren, für die bei der Wasserbewegung in hohen Bäumen wirksamen physikalischen Kräfte annähernd das Maass ihrer Leistungen zu bestimmen, ist neuerdings von anderer Seite versucht worden, die von mir angenommenen oder durch Beobachtung gewonnenen Grundlagen meiner Berechnungen und Schlussfolgerungen als unsicher oder doch als unzulänglich hinzustellen und dementsprechend die Gesammtleistung der physikalischen Kräfte viel höher zu veranschlagen, als ich es gethan habe. Während meine Darlegungen zu dem Ergebniss führen, dass bei hohen Bäumen die Saugwirkung, welche von den beblätterten Zweigen ausgeht, nur etwa bis zur Basis der Krone oder in den oberen Theil des Stammes herunterreicht, dass dagegen stammabwärts bis etwa auf Brusthöhe — von der Periode des Blutens abgesehen — hebende Kräfte von bekannter physikalischer Natur und Wirkungsweise nicht vorhanden sein können, soll nach Böhm und Strasburger die ganze Wasserbewegung, selbst in den höchsten Bäumen, ein rein physikalischer Process sein, bei dem freilich nach der Annahme des letztgenannten Autors ausser den bekannten Thatsachen der Physik auch unerforschte und geheimnissvolle, jedoch empirisch constatirte Vorgänge eine wichtige Rolle spielen würden. Aber auch diese Vorgänge hätte man sich nicht etwa von der Mitwirkung lebenden Plasmas, wie ich sie a. a. O. zur Deckung des berechneten Deficits in den

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1886, S. 561; diese Sammlung, S. 207.

Leistungen der Kräfte angenommen, abhängig vorzustellen; denn sie lassen sich angeblich auch in todten Geweben beobachten und haben somit nichts Vitales an sich. Das Eingreifen der Lebensthätigkeit in die Wasserbewegung wird daher von Böhm und Strasburger ausdrücklich abgelehnt und dafür eine rein physikalische Theorie — von dem Einen geboten, von dem Andern in Aussicht gestellt.

Nach Böhm[1]) ist es einzig und allein die Capillarität, welche die Wasseraufnahme durch die Wurzeln und das Saftsteigen bewirkt; nur für das Blattparenchym wird die erforderliche Zufuhr von Wasser dem Luftdruck zugeschrieben. Strasburger[2]) legt vorläufig nur Gewicht auf die von ihm beobachteten Thatsachen, hofft aber, seine Erfahrungen werden „von anderer berufenerer Seite" zu physikalischen Theorien verwerthet werden.

Bei der grossen Zahl von Versuchen, welche namentlich Strasburger ausgeführt und in seinem Buche beschrieben hat, halte ich es für zweckmässig, meine kritischen Bemerkungen über die mitgetheilten Beobachtungen und Folgerungen nach physikalischen Principien oder Vorgängen zu ordnen, nicht nach der Reihenfolge, in welcher der Autor sie vorführt. Manche von diesen Beobachtungen stehen übrigens mit den Grundlagen meiner Auffassung in keinem Zusammenhange und können daher füglich übergangen werden. Ich beschränke mich darauf, eine nach eigenem Ermessen getroffene Auswahl widersprechender Angaben und Deutungen kritisch zu beleuchten.

1.

Die capillaren Erscheinungen in Röhren mit imbibitionsfähiger Wandsubstanz.

Da die Gefässe der Pflanzen in der Regel eine von Luftblasen unterbrochene Wassersäule, eine sogenannte Jamin'sche Kette enthalten, so war es wichtig zu untersuchen, wie eine

[1]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1889, Generalversammlungsheft, S. (53).

[2]) Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, S. 539. — In der Folge werde ich diese Schrift unter dem Titel „Leitungsbahnen" citiren.

solche Kette von beliebiger Länge, beispielsweise in einem hohen Baume, sich verhält, wenn sie am oberen Ende in Folge der Transpiration ihren Wassergehalt einbüsst und dann nur noch stark verdünnte Luft führt. Wie gross ist im extremsten Falle, wenn die Spannung der Luft gleich Null wird, die Tragweite der Saugung, d. h. bis auf welche Entfernung vom oberen Ende finden noch Verschiebungen der Wassersäulen und Spannungsänderungen in den Luftblasen statt? Um diese Frage zu beantworten, muss zum Mindesten die mittlere Länge der Glieder und ebenso die Grösse des Widerstandes bekannt sein, welchen die Menisken der Wassersäulen einer Verschiebung entgegensetzen. Die Bestimmung dieser Grössen ist nun aber nicht ganz leicht, und ich habe ausdrücklich auf die unvermeidlichen Fehlerquellen hingewiesen, welche die Zuverlässigkeit der Messungen und Beobachtungen in sehr erheblichem Maasse beeinträchtigen. Diese Fehlerquellen entspringen jedoch, meiner Auffassung zufolge, nur aus der Methode der Versuchsanstellung und aus der Blosslegung der Gefässe durch Längsschnitte, nicht etwa aus der chemischen oder molecularen Zusammensetzung der Wandsubstanz; für letztere ist bloss die mehr oder weniger vollkommene Benetzung maassgebend.

Nach Strasburger[1]) liegt nun aber der Fehler „hier ganz wo anders, nämlich in der Annahme, dass die für Jamin'sche Luft-Wasserketten in Glascapillaren gefundenen Gesetze auch für die Luft-Wasserketten in den trachealen Bahnen der Pflanzen gelten". Das sei eben nicht der Fall, es bestehe hier vielmehr ein grosser Gegensatz. Von der imbibirten Wand der Gefässe werde nämlich durch Adhäsion eine Wasserschicht an der Innenfläche festgehalten, welche „den Zusammenhang zwischen den einzelnen Abschnitten der Wasserfäden vermittelt", während in Glascapillaren nach Plateau die Wände zwischen den Wassersäulen durch „die energische Saugung der Menisken" rasch trocken gelegt werden. Und in Capillaren mit trockenen Wänden bewege sich das Wasser schlecht.

Diese letztere Angabe stimmt nun freilich nicht ganz mit der bekannten Thatsache überein, dass das Wasser in frisch ausgezogene Röhren, beispielsweise von 0,2 mm oder 0,1 mm

[1]) Leitungsbahnen, S. 815.

Durchmesser, im ersten Moment nach dem Eintauchen pfeilschnell emporschiesst und nur in Folge der Verlängerung des Wasserfadens und des dadurch gesteigerten Reibungswiderstandes sich allmählich langsamer bewegt. Wir wollen jedoch bei solchen Betrachtungen, deren Beweiskraft ja doch der vollen Strenge entbehrt, nicht stehen bleiben, sondern sowohl die capillare Steighöhe in Röhren von micellarem Bau, als auch die Widerstände der Menisken in denselben auf experimentellem Wege nochmals direct zu ermitteln suchen.

a) Die Steighöhe. Benutzt man die Luftgänge im Blüthenstiel von *Nymphaea alba* als Capillaren, so ist es leicht, dieselben durch Eintauchen von Stielstücken in Wasser damit zu füllen oder auch einfach voll zu saugen, und dann durch langsames Herausziehen bei schwacher Vergrösserung das Niveau zu bestimmen, in welchem der Meniskus mit dem Spiegelbilde des Fensterkreuzes zu sinken beginnt und demnächst plötzlich verschwindet. Die capillare Steighöhe kann auf diese Weise, wie die folgenden Beispiele zeigen, mit ausreichender Genauigkeit bestimmt werden.

Eine im Juni 1891 ausgeführte Messung ergab nun folgende Zahlenwerthe. Durchmesser und Steighöhen in Millimetern.

Durchm. der Luftkanäle	0,93	0,94	1,1	1,2	1,4	0,96	1,02
Beobachtete Steighöhen	31	32	29,5	26	24,4	32	30

Das arithmetische Mittel dieser Zahlenwerthe giebt für den Durchmesser 1,08 mm und für die entsprechende Steighöhe 29,27 mm. Zur Vergleichung sei bemerkt, dass in Glascapillaren von gleichem Durchmesser die Steighöhe (nach Gay-Lussac) 28 mm beträgt. Die Differenz zwischen den beiden Werthen liegt offenbar innerhalb der unvermeidlichen Beobachtungsfehler.

Eine zweite Reihe von Beobachtungen an demselben Object ergab eine fast vollständige Übereinstimmung der beobachteten und der für Glascapillaren berechneten Werthe. Die erhaltenen Zahlen sind in nachstehender Tabelle verzeichnet:

Durchm. d. Luftkanals	Beobachtete Steighöhe	Berechnete Steighöhe
1,075	28	28
1,4	21,5	21,4
0,475	63	63,6

Ich füge hierzu noch die Bemerkung, dass die Zellwände, welche den Luftkanal begrenzen, eine cuticularisirte Aussenlamelle besitzen, die jedoch vom Wasser vollständig benetzt wird.

Weitere Versuche wurden mit der Epidermis von Tulpenblättern ausgeführt. Dieselbe wurde in Lamellen von der Grösse eines Objectträgers abgezogen und sodann mit der Aussenfläche auf Glasplatten geklebt, wobei Canadabalsam oder Gummi arabicum als Klebemittel diente. Die Epidermiszellen bleiben hierbei vollkommen unversehrt und bilden eine ziemlich glatte Fläche, welcher nur ganz vereinzelt Chlorophyllzellen anhängen. Je zwei solcher Platten wurden alsdann zu „Paralleltafeln" verbunden und mit dem unteren Rande in Wasser getaucht, welches nunmehr zwischen den Celluloseflächen der Plattenpaare in die Höhe stieg. Die Versuche ergaben folgende Ziffern. Alle Werthe in Millimetern.

Abstand der Platten	Beobachtete Steighöhe	Berechnete Steighöhe für Glasplatten
1,08	13	13,8
0,7	20	21,4
1,14	13—13,5	13,2
1,88	8	8

Endlich mögen hier noch einige Versuche mit Kirschgummi Platz finden, welche ähnliche Resultate ergaben. Es wurden Glascapillaren im Innern mit einer dünnen Schicht dieser Gummiart überzogen, was am besten in der Weise geschieht, dass man einen eben noch flüssigen Tropfen mehrmals von einem Ende zum andern durch die Röhre gleiten lässt. Die so erzeugte dünne Schicht trocknet in 24 Stunden genügend ein, und zwar ohne hierbei Risse oder Spalten zu bilden. Bei der Berührung mit Wasser findet allerdings Quellung statt, aber doch so langsam, dass zur Beobachtung der Steighöhe reichlich Zeit übrig bleibt. Ein Zerfliessen, wie beim arabischen Gummi, findet so bald nicht statt. Die Messungen ergaben in Millimetern:

Durchmesser der Röhre	Beobachtete Steighöhe	Berechnete Steighöhe für Glascapillaren
2,2	14,5	13,7
2,1	15	14,4

Mit Kirschgummi überzogene Parallelplatten lieferten übereinstimmende Werthe. Die folgenden Beispiele mögen hierfür als Belege dienen.

Abstand der Platten	Beobachtete Steighöhe	Berechnete Steighöhe zwischen Glasplatten
mm	mm	mm
0,92	16	16.4
1,11	14	13,5
1,30	11,5	11.5
1,08	13 – 14	14
0,7	21—22 .	21,4

Aus diesen Versuchsreihen geht zur Genüge hervor, dass der micellare Bau und die Imbibitionsfähigkeit der Röhrenwand die capillare Steighöhe nicht beeinflussen. Es ist im Gegentheil als festgestellt zu betrachten, dass es bei gegebenen Dimensionen nur auf die Benetzbarkeit ankommt; ist diese vollkommen, so erhält man stets die nämlichen Steighöhen wie für Glascapillaren.

Damit soll nun aber keineswegs bestritten werden, dass es Röhrenwände und speciell Gefässwände genug giebt, denen eine vollkommene Benetzbarkeit nicht zukommt und die deshalb etwas kleinere Steighöhen ergeben, als frisch ausgezogene Glascapillaren. Auch kann es vorkommen, dass die Porenhöfe der Wand noch eine Zeit lang Luft führen, nachdem die aufsteigende Wassersäule bereits in das Lumen des Gefässes vorgedrungen, wodurch die Steighöhe voraussichtlich noch mehr reducirt wird. Man darf aber nicht vergessen, dass ähnliche Veränderungen der capillaren Eigenschaften auch an Glasröhren, welche längere Zeit gelegen haben, zu beobachten sind und dass meist eine gründliche Reinigung nothwendig ist, um die normale Steighöhe wieder herzustellen.

Übrigens ist der Fehlbetrag in der Steighöhe, der sich z. B. für die Gefässe der Weinrebe herausstellt, in der Regel nicht sehr erheblich und kann im Mittel auf etwa 20—30 % des Normalwerthes veranschlagt werden, erreicht aber allerdings in einzelnen Fällen eine beträchtlich höhere Ziffer. Einige Beobachtungen hierüber sind in folgender Tabelle zusammengestellt (die Werthe in Millimetern).

Durchmesser des Gefässes	Beobachtete Steighöhe	Berechnete Steighöhe	Differenz in Procenten des Normalwerthes
0,2	127	150	15
0,17	113	175	35
0,18	135	166	19
0,17	115	175	34
0,2	116	150	33

Ähnliche Werthe, zum Theil aber noch etwas höhere Differenzen, erhielt auch Strasburger[1]). Er folgerte daraus die vorhin besprochene „Wechselwirkung zwischen der imbibirten Wand und dem Inhalt der Gefässe", welche jedoch in seinem Sinn, wie wir gesehen haben, nicht besteht. Auch deutet die Ungleichheit der Differenzen zwischen der beobachteten und der berechneten Steighöhe von vorn herein viel weniger auf ein neues, hier zur Geltung gekommenes Princip, als auf individuelle Abstufungen in der Benetzbarkeit der Gefässwand, welche ja auch thatsächlich vorhanden sind.

Für die Orientirung über die Leistung der Capillarität beim Saftsteigen sind übrigens die im Vorhergehenden erwähnten Differenzen ohne Belang.

b) Der Widerstand der Menisken. Die arithmetische Bestimmung des Widerstandes, den die Menisken einer Verschiebung in der Längsrichtung der Röhre entgegensetzen, hat mit mancherlei Schwierigkeiten und insbesondere mit veränderlichen Factoren zu rechnen, welche das Ergebniss der Beobachtung sehr erheblich beeinflussen. Die Physiker, welche sich mit Experimentaluntersuchungen über Capillarität befasst haben, kennen diese Schwierigkeiten. Für Plateau[2]) waren sie z. B. Veranlassung, die mit Wassermanometern erhaltenen Werthe für den fraglichen Widerstand gar nicht zu veröffentlichen, so wenig Vertrauen flössten sie ihm ein. Auch die von Zimmermann[3]) ausgeführten Messungen ergaben sehr ungleiche Widerstände, und es ist wohl zu beachten, dass die in seiner Tabelle I (S. 389)

[1]) Leitungsbahnen, S. 808.

[2]) Statique expérimentale et théorique des liquides. Der Autor sagt p. 82: „à la suite de nombreux essais, j'ai renoncé à ce procédé."

[3]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges., I, S. 384 (Jahrg. 1883).

mitgetheilten und immer noch wenig übereinstimmenden Ziffern sich nur auf Ketten beziehen, die vor der Messung 16—48 Stunden geruht hatten. Betrug die Ruhezeit nur 5 Minuten oder noch weniger, so war die Beweglichkeit der Kette beträchtlich grösser, der Widerstand der Menisken also geringer.

Nach eigenen, im Sommer 1892 angestellten Untersuchungen über diesen Gegenstand sind übrigens die Zimmermann'schen Werthe im Allgemeinen viel zu hoch ausgefallen. Die höheren und höchsten Widerstände, welche die Messung nach seiner Methode ergiebt, rühren nämlich stets von localen Hindernissen her, welche an bestimmten Stellen der Röhre sich geltend machen. An solchen Stellen bleibt eine Wassersäule, die sich in der geneigten Röhre langsam bewegt, plötzlich stehen, und es ist oft eine viel stärkere Neigung erforderlich, um den Meniskus über das Hinderniss hinweg zu schieben. Darin liegt offenbar eine schwer zu eliminirende Fehlerquelle, sobald man Jamin'sche Ketten von grösserer Gliederzahl sich in der Röhre bewegen lässt. Experimentirt man dagegen mit einer einzigen Wassersäule von etwa 10—15 mm Länge, so ist es möglich, sich an Röhrenstrecken zu halten, in welchen bemerkbare locale Hindernisse nicht vorhanden sind. Man erhält alsdann, wie folgende Zusammenstellung zeigt, viel geringere Widerstände, welche höchstens einer Wassersäule von 2—3 mm pro Meniskenpaar entsprechen.

	Röhre I	Röhre II	Röhre III	Röhre IV
Röhrenweite in Millimetern .	0,26	0,184	0,224	0,3
Widerstand pro Meniskenpaar in Millimetern Wasser				
1. nach 2—5 Min. Ruhe	0,50	2,7	0,45 – 1,42	0,78
2. nach 30 Min. Ruhe	0,85	2,19	0,89	—
3. nach 3 Stunden Ruhe	0,85	2,5	—	—
4. nach 16 Stunden Ruhe . . .	0,85	3,15	—	2,1

Auch diese Ziffern mögen theilweise wegen zufälliger kleiner Hindernisse noch etwas zu hoch liegen, obschon sie durchgehends nur einen kleinen Bruchtheil der von Zimmermann gefundenen Werthe bilden.

Man ersieht aus alledem, dass wir in dieser Frage selbst für Glasröhren, trotz der redlichen Arbeit, welche Physiker und

Mikroskopiker darauf verwendet haben, zu physikalischen Constanten im strengen Sinne des Wortes und damit zu einer sicheren Basis für vergleichende Beobachtungen noch nicht gelangt sind. Und noch viel weniger wird man für die Gefässröhren der Pflanze auf genaue und übereinstimmende Angaben rechnen dürfen. Soviel aber ist sicher, dass ein durchgreifender und constanter Unterschied zwischen Glasröhren und den vegetabilischen Gefässen bezüglich des Widerstandes der Menisken nicht besteht.

Die Angaben, die ich in meiner früheren Mittheilung über die Widerstände Jamin'scher Ketten in den Gefässen einheimischer Laubhölzer gemacht habe, dürften hiernach der Wirklichkeit sehr viel näher kommen, als ich damals, im Hinblick auf die Zimmermann'schen Versuche, anzunehmen geneigt war.

Schliesslich glaube ich noch ein Wort über die „Saugung" hinzufügen zu sollen, welche angeblich von den Menisken ausgehen und auf die an der Innenwand von Glascapillaren haftende Flüssigkeitsschicht dergestalt einwirken soll, dass diese in kurzer Zeit vollständig verschwinde. Strasburger beruft sich hierbei auf eine Stelle bei Plateau (Bd. II, S. 83), wo allerdings das Wort „succion" in dem angedeuteten Sinne gebraucht ist. Dieselbe lautet: „C'est que, par suite de leur forte courbure concave, les surfaces terminales des index exercent, sur la couche d'eau qui mouille le tube entre elles, une succion énergique, qui fait rapidement disparaitre cette couche." Plateau hat jedoch die fraglichen Erscheinungen selbst nicht näher untersucht, sondern er stützt sich auf diesbezügliche Angaben von Bède[1]), welcher zuerst die Dicke der Flüssigkeitsschicht bestimmte, die beim Gleiten einer Flüssigkeitssäule vorübergehend an der Röhrenwand haften bleibt. Derselbe sagt hierüber (S. 150 der citirten Schrift): „Les épaisseurs des couches laissées dans différents tubes par une colonne liquide qui y descend librement ne sont pas constantes. Elles croissent plus que proportionellement au rayon." Von den zahlreichen vom Autor mitgetheilten Zahlenwerthen mögen einige als Beispiele hier Platz finden.

[1]) Recherches sur la capillarité. Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers publiés par l'Académie royale de Belgique, tome XXX.

I. Wasser.

Radius der Röhre in Millimetern	0,18	0,28	0,057
Dicke der Flüssigkeitsschicht in Millimetern . .	0,001	0,002	0,0004

II. Absoluter Alkohol.

Radius der Röhre in Millimetern . . .	0,05	0,18	0,32	0,60
Dicke der Flüssigkeitsschicht in Millimetern	0,0002	0,001	0,002	0,002

Die Flüssigkeitsschichten, mit denen Bède zu thun hatte, besassen hiernach eine sehr erhebliche Dicke, welche in den weiteren Capillaren 1—2 Mik. erreichte, während bekanntlich die directe Anziehung der Glaswände sich nach Quincke für Wasser nur auf etwa 0,05 Mik. erstreckt. Man begreift also, dass von den beobachteten Flüssigkeitsschichten, deren Dicke diesen Grenzwerth um ein Vielfaches überstieg, der grössere Theil wieder abfliessen musste, wenn die Röhre lothrecht hingestellt wurde. Das ist denn auch das Resultat, zu welchem Bède gelangte und das er selbst[1]) mit den Worten generalisirt: „Une couche liquide d'épaisseur sensible ne peut pas rester adhérente à une surface verticale".

Ich füge auf Grund von eigenen hierauf bezüglichen Beobachtungen noch bei, dass das Abfliessen der Flüssigkeit nach unten, nicht etwa zur Hälfte nach oben hin, stattfindet. War z. B. die Röhre etwa 0,2 mm weit und der Abstand zwischen einer oberen und einer unteren Flüssigkeitssäule = 100 mm, so erfuhr diese letztere durch Zufliessen aus dem benetzten Zwischenraum binnen 30 Minuten eine Verlängerung von etwa 0,5 bis 0,8 mm, während die obere unverändert blieb. Einige weitere Versuchsergebnisse folgen hier noch in tabellarischer Form, die Werthe in Millimetern (S. 266). Die Länge der Wassersäulen betrug 20—40 mm; diese müssen nämlich zum Mindesten so lang sein, dass sie in der geneigten Röhre sich ziemlich rasch bewegen, um dadurch die gewünschte Benetzung herbeizuführen.

Von Saugung ist in der Abhandlung von Bède nicht die Rede. Aber selbst wenn eine solche vorhanden wäre, müsste doch die Vorstellung, als ob der letzte Rest einer Flüssigkeitsschicht, auch wenn er den Quincke'schen Grenzwerth nicht mehr erreicht, von den Menisken eingesogen werden könne, als unhaltbar bezeichnet werden, weil Reste von so geringer Dicke

[1]) A. a. O., S. 153.

überhaupt nicht mehr normal beweglich sind. Solche Reste gehören zum „Adhäsionswasser" im Sinne Nägeli's[1]); sie verhalten sich also wie dasjenige Wasser einer imbibirten Membran, welches „die Oberfläche der Micelle zunächst umgiebt". Es ist deshalb schon aus theoretischen Gründen nicht recht verständlich, wie Strasburger in Bezug auf die besprochenen Erscheinungen zur Annahme eines principiellen Gegensatzes zwischen Glascapillaren und Röhren mit imbibirter Wandung gelangen konnte. Jedenfalls kann darüber, dass diese Annahme unrichtig ist, nach den im Vorhergehenden mitgetheilten Thatsachen kein Zweifel bestehen.

	Röhre I	Röhre II	Röhre III
1. Durchmesser der Röhre	0,24	0,64	0,95
2. Länge des luftführenden Zwischenraumes zwischen oberer und unterer Wassersäule .	63	81	30
3. Verlängerung der unteren Wassersäule durch Zufliessen von oben binnen 20—30 Min. .	0,2	0,75	0,25
4. Berechnete Dicke der zugeflossenen Schicht	0,0002	0,0015	0,0016

2.

Die angebliche Verschiebung der Wasserschicht zwischen Luftblasen und Röhrenwand.

Der Gedanke, dass zwischen der Wand einer Tracheïde und den darin enthaltenen Luftblasen stets eine dünne Wasserschicht vorhanden sei, welche die scheinbar isolirten Wassertropfen mit einander verbinden und ein Überfliessen vom einen zum andern ermöglichen soll, rührt von J. Vesque[2]) her, welcher in der Annahme eines solchen Vorganges die Erklärung des Saftsteigens gefunden haben will. Diese Auffassung steht jedoch, wie ich bereits in der Eingangs erwähnten Mittheilung[3]) hervorgehoben, mit den bisherigen Lehren der Physik in klarem Widerspruch; ausserdem glaube ich gezeigt zu haben, dass die

[1]) Theorie der Gährung, S. 129.

[2]) Ann. agronomiques, t. XI, p. 481.

[3]) Unters. über das Saftsteigen. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1886, S. 592; diese Sammlung, S. 243.

von Vesque ausgeführten Versuche nicht als Belege für das angenommene Überfliessen von Tropfen zu Tropfen gelten können.

Einige Zeit nach dem Erscheinen meiner Mittheilung hatte Hr. Vesque die Freundlichkeit, mich auf seine Versuche mit elliptischen Thermometerröhren aufmerksam zu machen. Vielgliedrige Luft-Wasserketten, welche den Inhalt solcher Röhren bildeten, zeigten nämlich beim Liegenlassen auffallende Veränderungen; einige Wassersäulen wurden kürzer, andere länger als sie ursprünglich waren, was allerdings zweifellos auf ein Überfliessen von der einen zur andern hinweist. Bei der Wiederholung dieser Versuche in meinem Institut stellte sich indessen bald heraus, dass die erwähnten Veränderungen nur eintreten, wenn die Röhrenwände verunreinigt sind, in frisch hergestellten oder gründlich gereinigten Capillaren dagegen nicht vorkommen. Dieses Ergebniss habe ich seiner Zeit Hrn. Vesque brieflich mitgetheilt und dabei bemerkt, dass dasselbe mit seiner Auffassung des Saftsteigens nach meinem Ermessen nicht wohl vereinbar sei. Für mich war damit die Frage des Überfliessens bis auf Weiteres erledigt.

Neuerdings hat nun Strasburger[1]) den in Rede stehenden Gedanken wieder aufgenommen und die Berechtigung desselben durch Experimente mit Tannenholz nachzuweisen versucht. Die erhaltenen Resultate bieten jedoch im Grunde nichts wesentlich Neues, sondern schliessen sich den Beobachtungen an, welche schon Vesque an ausgetrockneten Tracheïden, die in Wasser getaucht wurden, gemacht und a. a. O. mitgetheilt hat. Meine Ansicht hierüber habe ich bereits in der wiederholt citirten Mittheilung über das Saftsteigen ausgesprochen, und ich kann sie den Beobachtungen Strasburger's gegenüber, soweit sich dieselben auf Alkohol-Material beziehen, das an der Luft liegen blieb, nur wiederholen. Es ist in solchen Fällen vollkommen klar, dass es sich um einfache, durch negativen Druck bedingte Saugwirkungen handelt. Der im Lumen der Tracheïden enthaltene Alkohol verdunstet, und da die Luft nur langsam in dasselbe einzudringen vermag, so entstehen luftverdünnte Räume, welche begierig Wasser einsaugen. Die Capillarität ist hierbei

[1]) Leitungsbahnen, S. 700 ff.

nur in ganz untergeordneter Weise betheiligt; die Hauptarbeit leistet der Luftdruck. Aber allerdings muss sich dieses Verhältniss umkehren, sobald die Tracheïden mit Luft von gewöhnlicher Spannung erfüllt sind. Die Druckdifferenz wird in diesem Falle gleich Null und die Capillarität allein bewirkt das Einströmen von Wasser. Eine erhebliche Steighöhe ist aber unter solchen Bedingungen nur dann zu erwarten, wenn die durch den Einstrom comprimirte Luft leicht entweichen kann. In dünnen Lamellen ist dies wenigstens stellenweise möglich, in cylindrischen Pfropfen, die von einer luftdichten Hülle umschlossen sind, dagegen nicht. Hier steigt die Flüssigkeit in 10 bis 12 Stunden meist nur wenige Millimeter in die Höhe. Es sind dies alles leicht verständliche physikalische Vorgänge.

Soweit also blos Saugwirkungen in Frage kommen, bei denen Luftdruck und Capillarität in bekannter Weise, sei es einzeln oder gemeinsam, die Arbeit leisten, scheinen mir die angestellten Versuche keine besondere Beachtung zu verdienen. Dagegen ist es nothwendig, in der Darlegung Strasburger's den kritischen Punkt, nämlich das Überfliessen von Tropfen zu Tropfen in der Jamin'schen Kette — einen Vorgang, den der Autor direct gesehen haben will — mit einigen Worten zu beleuchten.

Ich habe nicht versäumt, die einschlägigen Versuche mit Lamellen von Tannenholz zu wiederholen, um über den fraglichen Vorgang ein selbständiges Urtheil zu gewinnen; allein ich konnte hierbei nur constatiren, dass das vordringende Wasser zuweilen eine ziemlich rasche, fast stürmische Bewegung zeigt, wobei einzelne Luftblasen Formveränderungen erfahren und wohl auch von der Seite her vorübergehend zusammengedrückt werden. Ein eigentliches Vorbeifliessen von Wasser zwischen Luftblase und Wand habe ich jedoch niemals beobachtet, und sobald die Bewegung sich etwas verlangsamt hatte, war überhaupt nichts mehr zu sehen, was als Vorbeifliessen hätte gedeutet werden können.

Dagegen spielen sich im Gesichtsfelde des Mikroskops jederzeit, so lange die Wasserbewegung andauert, einzelne Vorgänge ab, deren Specialverlauf sich auf mikroskopischem Wege nicht befriedigend erforschen lässt. Neben aufsteigenden Wasserfäden treten z. B. plötzlich auch absteigende auf, die von oben

nach unten in die Tracheïden eindringen. Man kann sich allerdings die Umstände, welche solche Vorkommnisse herbeiführen, ungefähr denken; allein es ist unmöglich, sie durch Beobachtung vollständig zu ermitteln. Auch über die Kraft, welche die Filtration der Flüssigkeit aus einer gefüllten Tracheïde in die nächst höhere bewirkt, bin ich in den Fällen, wo Differenzen der Luftspannung kaum anzunehmen waren, im Unklaren geblieben. Da jedoch diese Vorgänge mit dem Gegenstand der Controverse, der uns hier beschäftigt, in keinem Zusammenhange stehen, so wäre es zwecklos, länger dabei zu verweilen.

Das Überfliessen von Tropfen zu Tropfen ist übrigens nach Strasburger[1]) auf kleinere Luftblasen beschränkt; grössere stellten dem Aufstieg der Flüssigkeit „einen deutlichen Widerstand entgegen, an noch grösseren vermochte sie nicht vorbeizukommen". In einer Jamin'schen Kette, deren Luftblasen theilweise zu diesen „noch grösseren" gehören, wäre demnach ein wirklicher Aufstieg des Wassers durch Überfliessen nur zwischen den Wassertropfen möglich, welche durch kleinere Luftblasen getrennt sind; einzelne dieser Tropfen würden sich also verlängern, andere verkürzen, wie bei dem oben erwähnten Versuch mit unreinen Thermometerröhren; aber eine Hebung der Gesammtkette oder auch nur eines grösseren Theils derselben wäre gänzlich ausgeschlossen. Denn alle Luftblasen von genügender Grösse bleiben nach der vorhin citirten Angabe Strasburger's unbeweglich an ihrer Stelle, da hier kein Überfliessen stattfindet; sie bezeichnen also gleichsam die ruhenden Punkte, an welchen die Kette festgehalten wird. Eine Leistung zu Gunsten des Saftsteigens ist unter solchen Umständen gar nicht denkbar.

Die Wege, welche Strasburger dem Wasser in der Jamin'schen Kette anweist, um durch Überfliessen von Tropfen zu Tropfen in die Höhe zu gelangen, sind also verlegt; es sind, wie er selbst angiebt, Hindernisse vorhanden, die ein Weiterkommen unmöglich machen. Wir haben es hier thatsächlich mit einem Aufstieg auf ungangbaren Pfaden zu thun.

Aber selbst angenommen, diese Hindernisse bestehen nicht, die genannten Wasserwege seien durchweg offen, so wäre damit

[1]) Leitungsbahnen, S. 704.

der Aufstieg des Saftes durch Überfliessen noch lange nicht gesichert. Soll dieser Vorgang wirklich stattfinden und zwar vorwiegend oder ausschliesslich in der Richtung von unten nach oben, so ist hierzu — die Möglichkeit desselben vorausgesetzt — unter allen Umständen eine Kraft nöthig, welche die Flüssigkeit in Bewegung setzt. Welches ist diese hebende Kraft? Bei den Versuchen Strasburger's mit Lamellen von Tannenholz war es je nach Umständen der Luftdruck oder die Capillarität, welche die Hebung bewirkten, oder auch beide zusammen. Zuweilen wurde die natürliche Saugung überdies mittelst Fliesspapier künstlich verstärkt. Die erforderliche Kraft war also gegeben. In der lebenden Pflanze ist dies aber keineswegs immer der Fall, und wenn wir die niederen Gewächse in dieser Frage unberücksichtigt lassen und unseren Blick nur auf Bäume mit hohem Schaft richten, so steht für mich fest, dass in diesem letzteren eine hebende Kraft von bekannter physikalischer Natur nicht vorhanden ist. Oder welche Betriebskraft könnte überhaupt noch in Frage kommen? Die Capillarität ist jedenfalls von vornherein ausgeschlossen, weil sie für sich allein unter den gegebenen Verhältnissen nur haltend, aber nicht hebend auf die Luft-Wasserketten einwirkt. Der osmotische Wurzeldruck, an den man ferner denken könnte, reicht während des Sommers höchstens bis auf Brusthöhe in den Basaltheil des Stammes hinein, und was endlich noch die Differenzen in der Luftspannung anbetrifft, so sind sie nach Allem, was wir hierüber wissen[1]), ebenfalls nicht der Art, dass sie ein Überfliessen im angedeuteten Sinne veranlassen könnten. Auch Strasburger giebt dies zu, indem er S. 539 ausdrücklich sagt: „Der Luftdruck greift nur haltend, nicht hebend in die Vorgänge der Wasserleitung ein. Er hilft das Wasser suspendirt zu erhalten, veranlasst aber nicht den Wasseraufstieg.“ Wie aber der letztere trotzdem zu Stande kommen soll, ist nirgends erörtert. Der Autor scheint die hier vorliegende Schwierigkeit gar nicht empfunden zu haben.

[1]) Nach Pappenheim, welcher neuerdings die Binnenluft im Stamme der Edeltanne näher untersucht hat (Bot. Centralbl. 1892, Bd. 49), beträgt die Spannung derselben ungefähr $^3/_4$ bis $^4/_5$ einer Atmosphäre. Eine mit der Höhe zunehmende Verdünnung war nicht vorhanden. Dieses Ergebniss stimmt mit der in meiner Mittheilung von 1886 vertretenen Ansicht überein.

Wir gelangen somit zu dem Ergebniss, dass die Vorstellung des Überfliessens von Tropfen zu Tropfen sowohl der theoretischen wie der realen Grundlage vollständig entbehrt. Strasburger meint zwar (S. 705), mit der directen Beobachtung dieses Vorganges, die er für sich in Anspruch nimmt, werde in Zukunft zu rechnen sein, wenn auch die Anknüpfungspunkte für eine befriedigende theoretische Deutung zunächst noch fehlen. Allein ich muss auf das Entschiedenste bestreiten, dass eine solche „directe Beobachtung“ hier vorliege oder überhaupt möglich sei. Was Strasburger wirklich beobachtet hat, war bloss ein lebhaftes Einströmen von Farbstofflösungen in Lamellen, auf welche eine künstlich hergestellte energische Saugung wirkte. Und selbst an solchen Objecten kann das angebliche Überfliessen zwischen Luftblasen und Tracheïdenwand nach meinen eigenen Wahrnehmungen keineswegs als Thatsache im naturwissenschaftlichen Sinne des Wortes bezeichnet werden. Vielmehr genügt die Annahme einer raschen Wasserbewegung, zuweilen auch von der Seite her, vollständig, um das Gesehene zu erklären. Mit dem Saftsteigen in lebenden, hochstämmigen Bäumen haben diese Vorgänge vollends gar keinen Zusammenhang.

3.

Die Wege des aufsteigenden Saftstroms.

Auf Grund der Thatsachen, welche die bisherigen Versuche über das Saftsteigen, meine eigenen inbegriffen, ergeben haben, halte ich es für erwiesen, dass dem Aufstieg des Wassers in einer Jamin'schen Kette, wie sie in den Gefässen der Laubhölzer zu Stande kommt, erheblich grössere Hindernisse im Wege stehen, als in einem Tracheïdensystem mit continuirlichen Wasserfäden. Es geht dies schon aus den Beobachtungen hervor, zu welchen der Th. Hartig'sche Tropfenversuch Gelegenheit bietet, indem die an der unteren Schnittfläche hervorquellende Flüssigkeitsschicht bei geringem Wassergehalt des Holzes nur dem Libriform und den Tracheïden, nicht den Gefässen entstammt. Ebenso hört das Bluten im Frühjahr zuerst in den Tracheen, erst später im Libriform mit oder ohne Hoftüpfel auf. Dieselbe bewegende Kraft, der Wurzeldruck, bewirkt

hier noch eine Verschiebung der continuirlichen Wasserfäden, während sie den Widerstand der Jamin'schen Ketten nicht mehr zu überwinden vermag. Es bedarf somit keines besonderen Beweises, dass dieser Unterschied in der Beweglichkeit auch bei der von den Blättern ausgehenden Saugung in gleichem Sinne zur Geltung kommen muss.

Ist dagegen der Luftgehalt des Holzkörpers so gross, dass zusammenhängende Wasserfäden im Prosenchym nicht mehr vorkommen, so kehrt sich das Verhältniss um. Der wässerige Inhalt geschlossener Zellen ist alsdann sehr schwer beweglich, weil die einzelnen Tropfen oder auch kleinere Gruppen von solchen ringsum an Luft grenzen, welche die Membran bekanntlich nur äusserst langsam zu passiren vermag, während der Widerstand in den Luft-Wasserketten der Gefässe nach wie vor von der Zahl der Menisken abhängt. Aber allerdings ist diese Zahl während der Vegetationszeit stets gross genug, um eine ausgiebige Verschiebung der Wassertropfen durch Pressung oder Saugung auch in den Gefässröhren zu verhindern. Daher kommt es, dass selbst ein voller Atmosphärendruck in solchen Fällen nicht ausreicht, um eine nennenswerthe Saftmenge aus einem Bohrloch in ein anderes hinüber zu schieben, auch wenn der gegenseitige Abstand nur ein geringer ist und in die Längsrichtung des Stammes fällt[1]).

Je nach den obwaltenden Umständen muss sich hiernach die Saftbewegung bald vorwiegend im Tracheïdensystem, bald fast nur in den Gefässen vollziehen. Es ist daher unstatthaft, die einen oder die anderen, wie es zuweilen geschieht, von vornherein auszuschliessen; nur die Beobachtung kann entscheiden, was unter bestimmten Bedingungen vorgeht.

Nun fehlt es freilich nicht an Versuchen der verschiedensten Art, die speciellen Vorgänge der Saftbewegung und vor Allem die Saftwege genau zu ermitteln. Allein die einschlägigen Beobachtungen sind sämmtlich, soweit sie sich auf Baumstämme beziehen, indirecter Natur; man hat nicht die Wassertropfen in Gefässen und Tracheïden, sondern bloss die Tinctionen beobachtet, welche beim Aufstieg farbiger Lösungen oder nach-

[1]) Vgl. Pappenheim, Eine Methode zur Bestimmung der Gasspannung u.s.w. Bot. Centralbl.. Bd. 49 (1892), S. 29 des Sonderabdruckes.

träglich auf Zusatz von Reagentien zu Stande kamen, und es ist oft genug betont worden, dass diese Methode keine einwurfsfreien Resultate liefert. In vielen Fällen wurde überdies nicht mit unversehrten Pflanzen, sondern mit abgeschnittenen Zweigen oder Stämmen experimentirt, wobei die Lösungen durch die Schnittfläche aufgenommen, oft sogar mittelst Quecksilberdruck eingepresst wurden. Es ist klar, dass unter solchen Umständen zusammenhängende Wassersäulen von der Schnittfläche aus in die Höhe steigen und dass die Geschwindigkeit des Aufstiegs da am grössten sein wird, wo diese Wassersäulen an schon vorhandene und ebenfalls zusammenhängende sich anschliessen. Besteht ein durchgreifender Zusammenhang ursprünglich nicht, so kommt er doch allmählich zu Stande, aber an der einen Stelle früher, an der anderen später, und bei kurzer Versuchsdauer vielleicht überhaupt nur auf einem kleinen Theil des Gesammtquerschnitts. Dieser Theil soll alsdann — so wird geschlossen — die wirklichen Saftwege bezeichnen, während der Versuch im Grunde bloss darüber Aufschluss giebt, wo zusammenhängende und deshalb leichter verschiebbare Wasserfäden zuerst hergestellt wurden.

In hochstämmigen Bäumen, zu denen wir immer wieder zurückkehren müssen, wenn es sich um principielle Fragen der Saftbewegung handelt, sind nun aber zusammenhängende Wasserfäden während der Vegetationszeit meist gar nicht vorhanden, und da im Stamme überdies sowohl Druck von unten, wie Saugung von oben ausgeschlossen ist, so liegen hier überhaupt ganz andere Bedingungen vor, als bei der eben erwähnten Versuchsanstellung. Und eben darum ist es unstatthaft, die erhaltenen Ergebnisse ohne Weiteres als Thatsachen der normalen Saftbewegung hinzustellen. Wie weit sie von der Wirklichkeit abweichen, lässt sich allerdings nicht genau feststellen, weil diese Wirklichkeit selbst durchaus ungenügend bekannt ist; sicher ist nur, dass die in Rede stehende Methode keinenfalls zum erwünschten Ziele führt, oft sogar zu groben Irrthümern Veranlassung geben muss.

Nach diesen Vorbemerkungen wird man es begreiflich finden, wenn ich den Versuchen mit farbigen Lösungen, die man von abgeschnittenen Pflanzentheilen aufnehmen liess, keine entscheidende Bedeutung beilege. Das sind ja immer wieder die-

selben alten Geschichten, die nun schon seit mehr als hundert Jahren von Zeit zu Zeit aufgefrischt und neu commentirt werden, ohne dass dadurch die Kenntniss der wirklichen Saftbewegung je wesentlich gefördert worden wäre. Was speciell die Versuche Strasburger's betrifft, so bestätigen sie zunächst nur die in neuerer Zeit ziemlich allgemein anerkannte Lehre, dass die Lumina der Gefässe und Tracheïden sich an der Saftleitung betheiligen und somit zu den normalen Leitwegen der Pflanze gehören. Dabei ist wohl zu beachten, dass hier der Ausdruck „Tracheïden" auch die hofgetüpfelten mechanischen Elemente umfasst, welche bekanntlich bei vielen Dicotylen, darunter auch baumartigen (Pomaceen, Plataneen, Proteaceen, Styraceen u. s. w.), die einzigen Skeletzellen des Holzkörpers sind. Insoweit besteht also — wenn wir von den noch übrig gebliebenen Anhängern der Imbibitionstheorie absehen — eine erfreuliche Übereinstimmung der Ansichten, und Strasburger schliesst sich dieser neueren, herrschend gewordenen Auffassung an. Dass aber die von ihm beschriebenen Versuche mit Eosinlösungen hierfür eine bessere oder auch nur eine so gute Stütze darböten, als sie bereits durch anderweitige Beobachtungen gegeben war, wird man nicht behaupten können.

Strasburger bleibt nun aber hierbei nicht stehen. Er beurtheilt auch das Maass der Betheiligung verschiedenartiger Elemente und die hierauf bezüglichen Unterschiede zwischen ungleichaltrigen Jahrringen ganz nur nach den erhaltenen, mehr oder minder intensiven Färbungen. Ob die weiten Gefässe vorwiegend als Wasserbehälter, die engen dagegen als Leitröhren dienen, ob die Tracheïden den letzteren sich anschliessen, ob vielleicht nur wenige peripherische Jahrringe als wirkliche Leitungsbahnen fungiren u. s. w., das Alles wird auf diesem Wege „festgestellt". Es ist das im Wesentlichen eine Beweisführung, die den Experimentatoren mit farbigen Lösungen von jeher geläufig war. In neuerer Zeit hat sie besonders Wieler[1]) in ziemlich extremer Weise zur Anwendung gebracht und gegen die von anderer Seite erhobenen Einwände wiederholt zu vertheidigen gesucht. Sein Verfahren war folgendes. Abgeschnittene, etwa 2—6jährige Zweige wurden mittelst Quecksilberdruck oder

[1]) Pringsheim's Jahrb., Bd. XIX, S. 82 (1888).

durch Saugwirkung in Folge der Transpiration von der Schnittfläche aus mit Fuchsinlösung imprägnirt und die eingetretenen Färbungen hierauf mikroskopisch geprüft. An das so gewonnene Resultat knüpft sich dann die Schlussfolgerung, dass die roth tingirten Partien im Wesentlichen die wirklichen Saftwege bezeichnen. Aber wie schon oben betont wurde, gelangen bei dieser Behandlung zusammenhängende Flüssigkeitsfäden in den Holzkörper hinein, welche in solcher Ausdehnung sonst gar nicht vorkommen, und es ist zweifellos, dass dadurch die Bedingungen der Saftbewegung unter Umständen total verändert werden. Die Methode ist also fehlerhaft und deshalb entbehren die auf diesem Wege erhaltenen Resultate der Zuverlässigkeit. Sie mögen zuweilen der Wirklichkeit ziemlich nahe kommen, können jedoch unser volles Vertrauen niemals beanspruchen.

Dasselbe gilt nun auch für die Strasburger'schen Versuche mit abgeschnittenen Ästen und ganzen Bäumen, welche zuerst eine halbe Stunde, oft auch länger, in Wasser gestellt wurden, das sie in Folge der im Holze herrschenden Luftverdünnung ganz ebenso, wie die Wieler'schen Zweige, in zusammenhängenden Fäden einsogen, worauf dann die ihnen dargebotene Farbstofflösung in gleicher Weise nachrückte. Auch hat Strasburger offenbar nur mit Objecten experimentirt, bei welchen die Saugwirkung der transpirirenden Blätter bis zur Schnittfläche herunter reichte.

Vergleicht man übrigens die Angaben der verschiedenen Autoren, soweit sie auf Versuchen mit Farbstofflösungen beruhen, etwas näher mit einander, so verräth sich die Mangelhaftigkeit der Methode schon durch die Nichtübereinstimmung der Resultate. Wieler[1]) fand z. B., dass Frühlings- und Herbstholz gleich gut leiten; die Färbung nehme zwar im Holzkörper centripetal ab, aber unbekümmert um Frühlings- und Herbstholz. Strasburger[2]) widerspricht dieser Angabe und stimmt der älteren Ansicht von Sachs bei, wonach das Herbstholz nicht leitet und somit gleichsam als isolirende Schicht zwischen den Frühlingsholzlagen eingeschaltet ist. Ferner beobachtete Wieler, dass einzelne Gefässe und Gruppen von

[1]) Pringsheim's Jahrb., Bd. XIX, S. 116.

[2]) Leitungsbahnen, S. 592.

solchen in den älteren Jahrringen noch gefärbt sind, andere dagegen nicht; er ist geneigt, diese Verschiedenheit mit der ungleich starken Wasserabgabe der transpirirenden Flächen in Zusammenhang zu bringen. Auch diese Angabe erklärt Strasburger für unrichtig (S. 566), da bei seinen Versuchen „eine Bevorzugung bestimmter Gefässe oder Gefässgruppen" nicht zu constatiren war. Über die Zahl der Jahrringe, welche nach Maassgabe der erhaltenen Färbungen sich ausschliesslich oder vorwiegend bei der Saftleitung betheiligen, stimmen die Ansichten ebenfalls nicht ganz überein. Wieler sagt (a. a. O., S. 136): „Für die jeweilig vorhandene Menge Anhangsorgane sind die Leitungsbahnen repräsentirt durch das secundäre Holz des letzten Jahresringes. Hier muss also die lebhafteste Wasserbewegung stattfinden. Ältere Jahresringe betheiligen sich entweder gar nicht oder nur in geringem, nach Species verschiedenem Maasse (vielleicht von oben nach unten im Baum an Zahl zunehmend) an der Bewegung." Und in einer neueren Mittheilung[1]) des nämlichen Autors wird nochmals betont: „Es ist grundfalsch anzunehmen, dass ein Jahresring nicht ausreichend ist, um die Krone mit Wasser genügend zu versehen." Strasburger spricht dagegen von den leitenden Jahrringen gewöhnlich im Plural, indem er z. B. auf S. 591 seines Buches darauf hinweist, „dass in unseren Bäumen nur die äussersten Jahresringe für die Wasserleitung benutzt werden", und auch in der Überschrift des betreffenden Capitels den Singular vermeidet. Damit kommt er der Ansicht R. Hartig's[2]), die sich bekanntlich auf ganz andere Grundlagen stützt, schon ziemlich nahe; diese Ansicht, die mir den Thatsachen noch am ehesten zu genügen scheint, findet ihren prägnantesten Ausdruck in dem Satze, „dass der Transpirationsstrom sich hauptsächlich in den jüngeren Splintschichten bewegt und je weiter von dem jüngsten Jahresringe nach innen um so träger verläuft". Wie diese Abstufung in centripetaler Richtung sich quantitativ gestaltet, ist freilich zur Zeit nicht definitiv festgestellt; allein die Versuche mit Farbstofflösungen haben auch zu dem, was bereits erreicht

[1]) Tharandter Forstliches Jahrbuch, Bd. 42, S. 72 ff. Sonderabzug, S. 8.

[2]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. 6, S. 224 (1888). Vgl. ferner R. Hartig, Lehrb. d. Anat. und Physiol. d. Pflanzen, 1891, S. 280.

ist, nicht viel beigetragen und erscheinen mir am wenigsten geeignet, in dieser Frage eine endgültige Lösung herbeizuführen.

Die anatomischen Beziehungen, auf welche Wieler und Strasburger[1]) hinweisen, um die Einschränkung der Wasserbewegung auf den äussersten Jahrring, oder doch auf den peripherischen Theil des Splintes, aus den Anschlussverhältnissen im Längsverlaufe zu erklären, bedürfen meines Erachtens ebenso, wie die experimentellen Ergebnisse, der Correctur. Die schematische Abbildung, welche Strasburger auf S. 491 seiner „Leitungsbahnen" entwirft, entspricht zwar ziemlich genau dem Bilde, welches in manchen älteren Lehrbüchern, z. B. bei Unger[2]), die Spitze eines wachsenden Stammtheils veranschaulichen soll. Aber während hier nur das Verhalten der Zuwachszonen im Allgemeinen Gegenstand der Betrachtung ist, legt Strasburger besonderes Gewicht auf die Zuschärfung des jedesmaligen innersten Jahrringes an seinem oberen Ende, wo der um ein Jahr jüngere Stammtheil beginnt. Eine solche Zuschärfung besteht nun aber thatsächlich nicht in der Form, wie die Figur es darstellt; es findet nur eine Verschmälerung statt und zwar nach Gattung und Art in verschiedenem Maasse; aber die Grenzlinien zwischen dem ersten und zweiten Jahrring der verschiedenen Internodien endigen nach oben blind, sie vereinigen sich nicht mit der nächstinneren Linie, welche der Markscheide entspricht (s. die obenstehende Figur 6, *1—4* die Jahrringe am unteren Ende, *M*

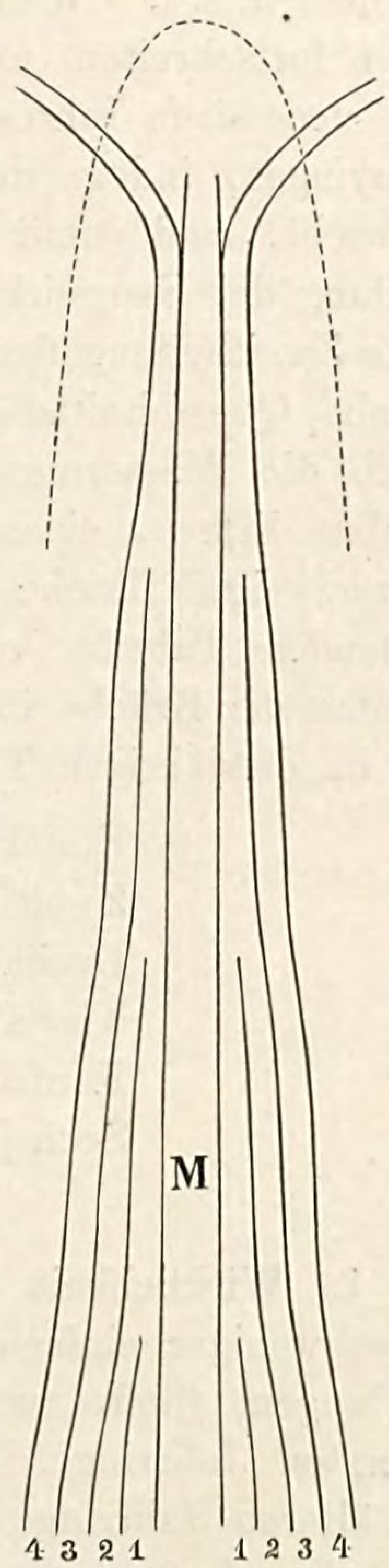


Fig. 6.

[1]) Leitungsbahnen, S. 506.

[2]) Anat. u. Physiol. d. Pflanzen, 1855, S. 238.

das Mark). Physiologisch betrachtet folgt hieraus, dass die im einjährigen Triebe wirksame Saugung sich nach unten auf die beiden Jahrringe des zweijährigen Stammtheils fortpflanzen muss und ebenso weiterhin auf die drei Jahrringe des folgenden Theiles, u. s. f. Wenn wir also in Gedanken von oben nach unten fortschreiten, so vollzieht sich anatomisch an der Basis der successiven Jahrestriebe jedesmal eine Spaltung des innersten Jahrringes, indem derselbe nach unten in die zwei innersten übergeht, und somit physiologisch eine entsprechende Vertheilung der Saugwirkung. Nehmen wir als einfachsten Fall an, diese Zweitheilung finde in der Art statt, dass die beiden Theile gleiche Querschnittsfläche erhalten, so würden im zweijährigen Trieb die Wassermengen, welche die beiden Jahrringe ceteris paribus liefern, einander gleich sein, während für mehrjährige (unverzweigte) Triebe sich von aussen nach innen die in nachstehender Tabelle verzeichneten Abstufungen ergeben. Die Summe der Brüche in jeder Horizontalreihe ist = 1, d. h. gleich der im diesjährigen Trieb verbrauchten Wassermenge.

Einjährig	1
Zweijährig	$\frac{1}{2}, \frac{1}{2}$
Dreijährig	$\frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{4}$
Vierjährig	$\frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{8}$
Fünfjährig	$\frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{16}, \frac{1}{16}$
Sechsjährig	$\frac{1}{2}, \frac{1}{4}, \frac{1}{8}, \frac{1}{16}, \frac{1}{32}, \frac{1}{32}$
	u. s. f.

In Wirklichkeit gestalten sich die Verhältnisse natürlich etwas weniger einfach, theils wegen der hinzukommenden Verästelungen, theils auch wegen der ungleichen Dicke der zwei innersten Jahrringe. Auch kommt es häufig genug vor, dass die älteren Jahrringe oder Theile von solchen zeitweise wegen zu hohen Luftgehaltes von der Saftleitung ausgeschlossen sind.

Um dieses letztere Hinderniss zu beseitigen und für die anatomischen Anschlussverhältnisse einen unzweideutigen physiologischen Ausdruck zu gewinnen, wurden mehrjährige Zweige verschiedener Bäume (*Ulmus*, *Platanus*, *Salix*, *Taxus* u. s. w.) unter einem Druck von 2—3 Atmosphären mit Wasser injicirt. Die Injection war freilich, wie sich nachher herausstellte, nur eine unvollständige, da der Luftgehalt selbst nach 6—7stündiger

Dauer des Versuches sich noch immer sehr erheblich erwies. Es hatten sich aber doch in sämmtlichen Jahrringen stellenweise zusammenhängende Wasserfäden gebildet, welche durch Druck oder Saugung in Bewegung gesetzt werden konnten. Wurden solche Zweige nunmehr in Eosinlösung gestellt, so bewirkte die von den Blättern ausgehende Saugung einen ziemlich raschen Aufstieg des rothen Farbstoffes und es konnte nachher leicht constatirt werden, dass an manchen Stellen auch die inneren Jahrringe sich lebhaft gefärbt hatten. Diese waren somit von der Saugwirkung anatomisch keineswegs ausgeschlossen; nur enthielten sie noch so viel Luft, dass die Bewegung der Flüssigkeit auf die besser injicirten Gewebepartien localisirt blieb.

Die günstigsten Ergebnisse lieferte bei diesen Versuchen *Platanus*. An einem vierjährigen Zweige, der 16 Stunden in Eosinlösung gestanden und sehr viel Flüssigkeit aufgesogen hatte, waren z. B. alle Holzelemente, auch die Tracheïden und Markstrahlzellen, gefärbt. Nur das Mark, sowie einige Stellen des Holzes, welche sich dicht unter abgestorbenen Seitenzweigen befanden, waren ungefärbt geblieben. Hier konnte nicht der mindeste Zweifel darüber aufkommen, dass die Saugwirkung sich auf alle Jahrringe erstreckt. Es ist somit klar, dass, wenn die Beweglichkeit des Zellsaftes in allen Punkten hergestellt ist, auch der Aufstieg des Farbstoffes sich auf alle Theile des Holzkörpers erstreckt.

Eine besondere Berücksichtigung verdienen die Angaben der Autoren über die Betheiligung der Gefässe bei der Saftleitung. Doch mag hierbei die Vorstellung, als ob der Saft in den Gefässröhren continuirliche Säulen bilde und somit gleichsam wie das Blut in den Adern des Thierkörpers dahinströme, ausser Betracht bleiben, weil sie für Bäume (abgesehen von der Blutungsperiode) mit bekannten Thatsachen unvereinbar und darum kaum noch ernst zu nehmen ist. Dagegen hat die von Strasburger[1]) vertretene Ansicht, dass sich bei *Ficus*, Acacien und Weiden der ganze Wasseraufstieg innerhalb der Gefässe vollziehe, wenigstens eine theilweise Berechtigung und dürfte sogar für Dicotylen, deren Libriform einfach getüpfelt und stark verdickt ist, nicht gerade selten das Richtige treffen.

[1]) Leitungsbahnen, S. 686 und anderwärts.

Es mag sogar vorkommen, dass die specifisch-mechanischen Elemente des Holzkörpers für wässerige Lösungen so wenig permeabel sind, dass ihre Betheiligung an der Saftleitung schon deshalb ausgeschlossen ist. Solche Fälle sind aber immerhin als Extreme zu betrachten, und es ist von vornherein wahrscheinlich, dass es auch entgegengesetzte Extreme giebt, welche durch hohe Leitungsfähigkeit der einfach getüpfelten Stereïden sich auszeichnen. In der That lehren uns, wie bereits oben bemerkt, die Beobachtungen an *Carpinus* und *Betula*, dass der Wurzeldruck im Libriform noch Bluten verursacht, nachdem in den Gefässen bereits eine unbewegliche Jamin'sche Kette zu Stande gekommen, und die Filtrationsversuche mit Weidenholz zeigen ebenso unzweifelhaft, dass hier das Libriform für Wasser durchlässig ist[1]). Wo aber ein mässiger Druck ausreicht, den Saft im Libriform in Bewegung zu setzen, da ist auch die Annahme gerechtfertigt, dass die Kräfte, welche beim Saftsteigen betheiligt sind, nicht bloss auf den Inhalt der Gefässe, sondern auch auf den des Libriforms hebend einwirken. Gerade bei den Weiden ist diese Annahme jedenfalls wohlbegründet, und die gegentheilige Behauptung Strasburger's beweist nur, dass die von ihm angewandte Methode leicht auf Irrwege führt. *Ficus* habe ich experimentell nicht untersucht; nach dem anatomischen Befunde erscheint es aber auch hier fraglich, ob die Gefässe ganz allein die Leitwege bilden. Das Libriform ist zwar sehr luftreich und darum grossentheils unwegsam; allein daraus lässt sich die Annahme einer absoluten Passivität nicht mit Sicherheit folgern.

Die Frage, wie die Saftbewegung im Holzkörper unserer Bäume localisirt sei, bedarf jedenfalls einer weiteren Prüfung. Unsere Kenntnisse hierüber sind gegenwärtig noch viel zu lückenhaft und in den Einzelheiten auch zu unsicher, als dass es gestattet wäre, aus der Verstopfung der Gefässe durch Thyllen oder Gummi ganz allgemein die Ausschaltung des betreffenden Jahrringes aus der Saftleitung zu folgern. In gewissen Fällen mag eine solche Folgerung der Wirklichkeit entsprechen; allein wir wissen ganz bestimmt, dass sie in anderen nicht zutrifft.

[1]) Schwendener, Unters. über d. Saftsteigen. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1886, S. 581; diese Sammlung, S. 229.

Nach Beobachtungen an frisch aus dem Baume herausgebohrten Zapfen kann dagegen die Regel als festgestellt gelten, dass die peripherischen Jahrringe in Gefässen und Libriform durchschnittlich weniger Luft führen als die inneren, was natürlich eine entsprechend grössere Beweglichkeit ihres wässerigen Inhaltes zur Folge hat. Aber auch dies ist eine Regel mit Ausnahmen.

Als Schlussergebniss der vorstehenden Erörterung resultirt der Satz, dass gerade die Frage nach der Localisirung der Saftbewegung durch die Versuche mit farbigen Lösungen mehr verwirrt als gefördert worden ist.

4.

Das Saftsteigen in getödteten Pflanzentheilen.

Versuche mit Pflanzen oder Pflanzentheilen, deren Axenorgane eine Strecke weit getödtet worden waren, sind in neuerer Zeit von verschiedenen Autoren angestellt worden, meist in der Absicht, auf diesem Wege die Frage zu entscheiden, ob die Mitwirkung lebender Zellen bei der Wasserbewegung nothwendig sei oder nicht. Es ist jedoch klar, dass ein getödtetes aber noch safterfülltes Stengel- oder Wurzelstück, so lange es nicht durch Thyllen oder Gummi verstopft wird, nach wie vor die Fähigkeit besitzt, Wasser in der Längsrichtung zu leiten und dass diese Leitung in Wirklichkeit eintreten muss, sobald von dem einen Ende her Saugung stattfindet. Die dadurch veranlasste Bewegung kann sogar eine recht ausgiebige sein, wenn das andere Ende mit einem Wasserreservoir in Verbindung steht, welches den nöthigen Nachschub liefert. Ein solcher Pflanzentheil ist alsdann einem Lampendochte vergleichbar, der ja auch mit dem unteren Ende in Flüssigkeit taucht, während die Flamme am oberen Ende den Verbrauch regulirt.

Bis zu welcher Höhe unter solchen Umständen ein Wasseraufstieg möglich ist, hängt von der Beschaffenheit der leitenden Gewebe ab. Sind diese ganz mit Wasser gefüllt und an der Oberfläche durch Periderm hermetisch abgeschlossen, so erreicht die Steigung innerhalb der todten Strecke höchstens 10 m, d. h. sie entspricht dem in Wasser ausgedrückten Barometerstand.

Ist dagegen der Verschluss undicht, so dass die atmosphärische Luft sich überall eindrängt und die Wasserfäden unterbricht, so ist damit die Leitung gestört und jede weitere Zufuhr nach oben abgeschnitten. Es ist aber noch ein drittes Stadium denkbar, in welchem da und dort im Gewebe Jamin'sche Ketten, vielleicht solche mit aussergewöhnlich langen Gliedern, für die Saftbewegung wirksam bleiben; dann ist es Sache der Rechnung, die mögliche Steighöhe unter den gegebenen, d. h. durch Beobachtung ermittelten Verhältnissen zu bestimmen. Wie das unten mitgetheilte Beispiel zeigt, kann die in diesem Falle erreichbare Hebungsgrenze den Betrag von 10 m beträchtlich übersteigen, was bei einschlägigen Versuchen jedenfalls zu berücksichtigen ist.

Die meisten der bisher angestellten Versuche geben übrigens zu besonderen Erwägungen keine Veranlassung, da der getödtete Stengeltheil sehr kurz war, so z. B. bei der von Böhm[1]) erwähnten Feuerbohne 18 cm, bei dem reichbeblätterten Pappelzweig, mit dem Hansen[2]) operirte, 15 cm u. s. w. Etwas anderes war hier ja gar nicht zu erwarten, als dass die Saugwirkung der transpirirenden Blätter über die saftreiche getödtete Stelle hinausreichte und auch jenseits derselben zur Geltung kam; es lag für sie thatsächlich nicht der mindeste Grund vor, an der Grenze der abgebrühten Leitwege Halt zu machen. Nur die etwa neu entstandenen Verstopfungen konnten die Leitung unterbrechen.

Strasburger tödtete dagegen seine Versuchspflanzen (*Wistaria*, *Hedera* u. s. w.) auf einer Strecke von 10 m Länge, und als nach dem Aufrichten derselben der unversehrt gebliebene belaubte Gipfel noch ein paar Tage am Leben blieb und seine Saugkraft auf den getödteten Stengeltheil und dann nachträglich ebenso auf die Eosinlösung, in welche derselbe nach dem Abschneiden gestellt wurde, geltend machte, da war nach seiner Darstellung der Beweis erbracht, dass eine Mitwirkung lebender Zellen beim Saftsteigen nicht stattfindet.

Über diese Schlussfolgerung hat sich vor Kurzem bereits Pfeffer[3]) in folgenden Worten ablehnend ausgesprochen: „Doch

[1]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1889, Generalversammlungsheft, S. 55.

[2]) Arbeiten d. bot. Inst. zu Würzburg, Bd. III, S. 306.

[3]) Studien zur Energetik der Pflanze. Abh. d. math.-phys. Classe d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 18, S. 262 (S. 114 des Separatabzuges), 1892.

ist in diesen Versuchen (Strasburger's), wie ich hier nicht ausführen will, nicht die ausreichende Umsicht und Kritik angelegt, durch welche sie allein beweiskräftig werden könnten. Übrigens hat Strasburger nicht versucht, durch geistige Verarbeitung seines Materiales das Zustandekommen der Wasserbewegung causal aufzuklären."

Diesem Urtheil schliesse ich mich an. Zugleich glaube ich auf einige Punkte, welche Strasburger unberücksichtigt gelassen, noch speciell hinweisen zu sollen. Gebrühte Stengel lassen gewöhnlich, wenn man sie aufrichtet, Wasser abfliessen. Dasselbe stammt zwar zunächst von den getödteten Parenchymzellen; da jedoch ein gewisses Quantum nothwendig auch in den Holzkörper übergeht, so wird dieser letztere wasserreicher, als er vorher war. In diesem Zustande beginnt der Versuch. In Folge der Transpiration des belaubten Gipfels nimmt jedoch die künstlich herbeigeführte Saftfülle bald wieder ab; es dringt allmählich mehr Luft in die Leitwege ein, und es bilden sich Jamin'sche Ketten, über deren Beschaffenheit in den verschiedenen Stadien nähere Angaben erwünscht wären, weil hiervon das Maass der möglichen Verschiebungen abhängig ist. Da indess Beobachtungen nach dieser Seite nicht vorliegen, so mag es gestattet sein, an einem willkürlich gewählten Beispiel zu zeigen, dass unter Umständen die Steighöhe in getödteten Stengeln 13—15 m betragen kann.

Angenommen, der untere Theil eines solchen Stengels enthalte bis auf 5 m Höhe continuirliche Wassersäulen, an welche sich nach oben Jamin'sche Ketten anschliessen. Eine dieser Ketten, deren Verhalten hier genauer verfolgt werden soll, bestehe aus 500 Wassersäulen von 10 mm Länge und aus ebenso vielen Luftblasen von gleicher Länge und normaler Spannung. Die Gesammtlänge der Kette beträgt hiernach 10 m. Ein Sinken derselben werde vorläufig durch Wurzeldruck verhindert. Nun beginne vom Gipfel her die Saugwirkung in Folge der Transpiration; es seien nach einer gewissen Zeit die oberen 250 Wassersäulen verschwunden. Die Länge der Luftblasen, welche mit den noch übrig gebliebenen Wassersäulen alterniren, erfährt alsdann im Mittel eine Zunahme von 2 auf 3, folglich die Spannung eine Herabsetzung auf $\frac{2}{3}$ der ursprünglichen. Geben wir also der mittleren Luftblase diese Spannung und

setzen wir den Widerstand eines Meniskenpaares = 5 mm Wasser, so erhalten wir für die übrigen Luftblasen die Spannungsreihe

6041, 6046, 6051 6666 7291.

Dabei ist vorausgesetzt, dass die 5 m lange continuirliche Wassersäule am unteren Ende, welche nunmehr an eine Luftblase von 7291 mm Spannung grenzt, einstweilen unverändert erhalten bleibe.

Die Wassersäule, welche ursprünglich die 251. war und jetzt die oberste ist, steht in diesem Stadium nur etwa 17 mm vom oberen Ende der Kette ab, während dieser Abstand vorher 5010 mm betrug. Es hat also eine Verschiebung nach oben um rund 5 m stattgefunden.

Die 250 übrig gebliebenen Wassersäulen sollen nun, wie wir weiter annehmen, nach einiger Zeit ebenfalls verschwinden, und gleichzeitig soll die bis dahin unverändert gedachte continuirliche Wassersäule von 5 m Länge sich in eine Jamin'sche Kette auflösen. Dann rückt das oberste Glied dieser neuen Kette weit nach oben, von 5 m Höhe bis auf nahezu 15 m, und die übrigen Glieder vertheilen sich gesetzmässig auf die Gesammtlänge. Ist die Länge des einzelnen Gliedes wieder gleich 10 mm (die Luftblasen auf Normalspannung reducirt), so ergiebt sich jetzt eine Spannungsreihe, welche je nach der Vorstellung, die man sich vom Auftreten der Luftblasen macht, etwas verschieden ausfällt. Aber wie dem auch sei, wenn das Verschwinden von Wassersäulen und die Ausgleichung der Spannungen sich in der bisherigen Weise wiederholt, so erhalten wir Verschiebungen, welche 12—13 m und darüber betragen.

Übrigens ist von vornherein klar, dass die 10 m Steighöhe, mit denen Strasburger rechnet, nur für zusammenhängende Wassersäulen, aber nicht für Jamin'sche Ketten maassgebend sind. Für letztere kann die Tragweite der Saugung nur bestimmt werden, wenn die Länge der Glieder annähernd bekannt ist. Aus diesem Grunde habe ich in meiner früheren Mittheilung über das Saftsteigen einige Daten veröffentlicht, welche zwar dem Anspruche auf Genauigkeit nicht ganz genügen, aber doch immerhin eine Orientirung gestatten.

Um Missverständnisse zu verhüten, sei hier noch ausdrücklich bemerkt, dass Jamin'sche Ketten mit 10 mm langen Wasser-

säulen, wie ich sie im Vorhergehenden vorausgesetzt habe, im Schafte lebender Bäume (nach dem Aufhören des Blutens) nicht vorkommen; ebensowenig in den Ästen. Die Länge der Glieder, und dementsprechend auch die Tragweite der Saugung, ist hier stets eine viel geringere.

Auf die Versuche mit giftigen Lösungen habe ich keine Veranlassung näher einzugehen. Es kehren im Wesentlichen dieselben Momente wieder, auf welche soeben hingewiesen wurde. Das Ausgangsstadium ist auch hier ein künstlich herbeigeführter wasserreicher Zustand. Dann folgt eine Saugwirkung, welche sich zunächst nur auf den wässerigen (nicht giftigen) Zellsaft bezieht, wobei die Mitwirkung lebender Zellen natürlich nicht ausgeschlossen ist. Etwas später beginnt der Aufstieg der giftigen Lösung, eine Strecke weit voraussichtlich in zusammenhängenden Säulen, dann in Jamin'schen Ketten, also unter ähnlichen Verhältnissen, wie in dem vorhin erörterten Falle. Es ist also nicht zu verwundern, wenn bei diesem Versuche die Steighöhe des Giftes gelegentlich etwas mehr als 10 m betrug. Überdies ist es zweifelhaft, ob die lebenden Zellen immer sofort getödtet wurden.

Wie die Vertheilung von Luft und Flüssigkeit sich innerhalb der Leitwege thatsächlich gestaltete, wurde hierbei ebensowenig untersucht, wie beim Experimentiren mit getödteten Stengeln. Die Versuche können deshalb nicht als beweiskräftig gelten.

5.

Die Grundlagen der Böhm'schen Capillaritätstheorie.

Wie schon Eingangs erwähnt, hat Josef Böhm[1]) neuerdings die Ansicht zu begründen versucht, dass sowohl die Wasseraufsaugung durch die Wurzeln, als auch das Saftsteigen in den Stammorganen, mit dem wir es hier zu thun haben, einzig und allein durch Capillarität bewirkt werde. Er stützt sich hierbei namentlich auf Versuche mit ausgekochtem Wasser und mit Pflanzen, „deren untere Hälfte früher luftfrei gekocht wurde". Diese Pflanzen, beispielsweise Weidenzweige, die sich wieder

[1]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1889, Generalversammlungsheft, S. 46.

bewurzelt hatten, wurden mittelst Kautschukpfropf luftdicht in Kulturflaschen eingesetzt, welche vollständig mit Wasser gefüllt waren und durch eine zweischenklige, ebenfalls Wasser führende Manometerröhre mit einem offenen, Quecksilber enthaltenden Gefäss communicirten[1]). Was geschah nun? Der frei in die Luft ragende, beblätterte Theil der Zweige transpirirte; der dadurch herbeigeführte Wasserverlust wurde durch Nachschub aus der Kulturflasche wieder ersetzt, was aber sofort den Zufluss eines gleichen Quantums aus der Manometerröhre zur Folge hatte, da ja ein Vacuum nicht entstehen konnte. Das Wasser der Manometerröhre wurde also allmählich verbraucht und da sie in Quecksilber tauchte, so stieg dieses in der Röhre empor, zuletzt „bis zur Höhe des jeweiligen Barometerstandes". Damit glaubt nun Böhm „ad oculos bewiesen" zu haben, dass die Hebung durch Capillarität bewirkt wird.

Sehr wahrscheinlich war indess die Capillarität bei diesem Vorgange nur in ganz untergeordneter Weise, vielleicht gar nicht betheiligt. Der untere Theil des Versuchsobjectes war ja luftfrei gekocht; capillare Menisken waren hier also nicht vorhanden. Im oberen lebenden Theil befanden sich dagegen voraussichtlich Jamin'sche Ketten in den Gefässen und kürzere oder längere Wasserfäden im Libriform. Von den ersteren wissen wir, dass die Verschiebungen ihrer Glieder nur von den Spannungsdifferenzen der Luftblasen, nicht von der Capillarität abhängig sind, und was die Wasserfäden im Libriform (oder in einem Tracheïdensystem) betrifft, so bleiben bekanntlich die Luftblasen während der Bewegung des Wassers in Ruhe, wodurch auch die sie begrenzenden Menisken von der Hebungsarbeit ausgeschlossen sind. Hebend wirkt also im Allgemeinen wiederum der Luftdruck, d. h. die Spannungsabnahme von unten nach oben, und bei Wasserfäden, welche direct in das transpirirende Parenchym übergehen, ausserdem die osmotische Saugung. Die Capillarität kann nur ganz ausnahmsweise zur Geltung kommen, z. B. da, wo in einem Gefäss eine zusammenhängende Wassersäule, die unten mit der Nährlösung in Verbindung steht, am oberen Ende mit einem Meniskus abschliesst, der einen capillaren Aufstieg herbeizuführen vermag.

[1]) Man vergleiche Fig. 2 der citirten Mittheilung.

Es beruht also auf einem vollständigen Verkennen der Sachlage, wenn Böhm die von ihm beobachtete Wasserbewegung durch Capillarität zu Stande kommen lässt. Eine solche Auffassung kann nur als eine im Grundgedanken irrthümliche und folglich dem ganzen Inhalte nach verfehlte bezeichnet werden. Das Gute und Förderliche, das wir trotzdem diesem Autor bezüglich der Saftbewegung zu verdanken haben, lag von jeher und liegt heute noch in den unmittelbaren Versuchsergebnissen, nicht in den meist unhaltbaren Theorien, mit welchen dieselben verquickt sind.

Ich kann daher der Ansicht Wiesner's[1]), wonach die Böhm'schen Versuche „es sehr zweifelhaft erscheinen lassen, ob die herrschende Lehre, derzufolge die Capillarität beim Saftsteigen bloss als haltende Kraft wirksam ist, richtig ist", nicht beipflichten. Nach meinem Urtheil, das hier mit dem Strasburger'schen[2]) übereinstimmt, geben diese Versuche über das, was die Capillarität zu leisten vermag, gar keine Auskunft.

Dass die frühere Darstellung Böhm's, welche die durch Transpiration erzeugten „Saugwellen" auch in den höchsten Bäumen sich bis zu den Wurzelspitzen fortpflanzen lässt, nicht weniger unhaltbar ist, glaube ich bereits in meiner ersten Mittheilung[3]) gezeigt zu haben. Die daselbst angeführten Beweise, welche nochmals sorgfältig geprüft wurden, scheinen mir durchaus zwingender Natur zu sein; auch sind sie nicht ohne Zustimmung geblieben[4]). Ich war daher einigermaassen erstaunt, in dem vor Kurzem erschienenen Lehrbuch der Botanik von Frank den alten Böhm'schen Gedanken in etwas veränderter Form wiederzufinden. Es heisst hier auf S. 322: „Die Bewegung wird ganz allgemein durch eine Saugkraft erzeugt, welche in den oberen Theilen des Pflanzenkörpers ihren Sitz hat und das Wasser nach dort hinaufzieht Die Saugkraft der Wasserbewegung kann auf verschiedene Weise erzeugt werden, aber jedenfalls beruht sie unmittelbar immer darauf, dass nach der von Böhm herrührenden Theorie eine Luftverdünnung in den Gefässen und Tracheïden der oberen Theile der Pflanze besteht."

[1]) Anat. u. Physiol. d. Pflanzen, 3. Aufl., S. 334, Note 131 (1890).

[2]) Leitungsbahnen, S. 783.

[3]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1886, S. 597; diese Sammlung, S. 248.

[4]) Vgl. z. B. Pfeffer, Energetik, S. 261.

Es wird dann weiter ausgeführt, dass die Saugwirkung eine dauernde sei und sich bis in die Wurzelspitzen fortpflanze. Sie soll namentlich auch dadurch erhalten und unter Umständen verstärkt werden, dass immer neue luftführende Gefässe aus dem Cambium hervorgehen und saugend auf die tieferen Theile wirken. Dies erkläre „in sehr einfacher Weise, wie selbst bis in die höchsten Pflanzentheile das Wasser einfach beim Wachsen selbst mit nachgesogen wird.“ Man sieht, dass die Höhe der Pflanzen, ob gross oder klein, hier gar keine Rolle spielt. Obschon die „Saugkraft“ nach Angabe des Verfassers durch Luftverdünnung zu Stande kommt und somit in Wirklichkeit höchstens eine continuirliche Wassersäule von 10 m Länge zu halten vermag, besitzt dieselbe, seiner Darstellung zufolge, eine ganz unbegrenzte Tragweite, die jedenfalls von den Blättern und Zweigenden beliebig hoher Bäume bis in die Wurzelspitzen reicht. Das ist es eben, was an die Böhm'schen „Saugwellen“ erinnert und mit diesen in das Gebiet der Phantasie zu verweisen ist.

6.

Das Klappenventil der Hoftüpfel.

Die Bedeutung der Hoftüpfel ist noch immer nicht vollständig aufgeklärt. Soviel ist indessen klar, dass die Erweiterung des Tüpfelkanals nach der Mittellamelle zu eine Vergrösserung der Filtrationsfläche mit sich bringt, was für die Saftbewegung um so mehr in's Gewicht fällt, als die Hoftüpfel unzweifelhaft die hauptsächlichsten Verkehrswege von Zelle zu Zelle repräsentiren. Andererseits ist nicht zu verkennen, dass die Überwölbung des Hofraumes durch eine Wand von normaler Dicke zur Erhöhung der Festigkeit wesentlich beiträgt. Die Tüpfel wirken ja nahezu wie Löcher in der Wand, und darum erscheint es zweckmässig, die starke Einbusse an Tragvermögen, welche Löcher von der Grösse des Hofes verursachen würden, durch Überwölbung auf ein geringeres Maass einzuschränken.

Diese Deutung, durch die ich in einer früheren Mittheilung[1]) die Form der Hoftüpfel wenigstens nach einer Seite hin dem

[1]) Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abh. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1882; diese Sammlung, Bd. II.

Verständniss näher zu bringen suchte, erscheint mir auch heute noch wohlbegründet, denn sie enthält weiter nichts als einen Hinweis auf unbestreitbare Thatsachen. Die Filtrationsfläche der Höfe ist thatsächlich im Vergleich mit gewöhnlichen Tüpfeln sehr erheblich vergrössert, und die Überwölbung des Hofraumes ist namentlich im Herbstholz so starkwandig, dass sie zweifellos der Gesammtfestigkeit zu Gute kommt. Hätte sie bloss die Bedeutung eines Widerlagers für das Russow'sche Klappenventil, so würde eine viel geringere Wanddicke vollständig genügt haben. Soweit scheint mir die Sache vollkommen klar zu liegen. Allein ich behaupte keineswegs, dass damit „die ganze Einrichtung des Hoftüpfels" erklärt sei, wie man nach der Darstellung Strasburger's[1]) glauben könnte. Insbesondere habe ich mich über das Klappenventil, worüber die erste Mittheilung Russow's 1877 erschienen war, gar nicht geäussert, weder zustimmend, noch ablehnend. Wenn ferner Strasburger jede Beziehung des Hoftüpfelbaues zur Festigkeit der Wand leugnet, weil im „trachealen Parenchym des Centralcylinders der *Pinus*-Nadeln" Tüpfel vorkommen, deren Höfe der relativ schwach verdickten Wand „beiderseits gleichsam aufgesetzt" seien, so vermag ich die Logik in dieser Beweisführung nicht zu erkennen. Kurz zusammengefasst würde dieselbe etwa folgendermaassen lauten: Weil gewisse tracheale Parenchymzellen wenig oder nichts zur Gesammtfestigkeit beitragen, so fällt diese letztere auch für typische Tracheïden ausser Betracht. Solche Folgerungen bedürfen keiner Widerlegung.

Dagegen verdienen die in neuerer Zeit veröffentlichten Beobachtungen und Deutungen, welche sich auf das Klappenventil beziehen, an dieser Stelle eine genauere Prüfung. Als festgestellt kann jedenfalls die Thatsache gelten, dass die Schliessmembranen der Hoftüpfel dem Überdruck von der einen oder der anderen Seite her nachgeben und sich nach der entgegengesetzten Seite hin vorwölben, bis endlich der Torus unmittelbar auf die Mündung des engen Tüpfelkanals in den Hofraum zu liegen kommt und dieselbe verschliesst. Ob dieser Überdruck von Wasser oder von Luft ausgeübt wird, ist natürlich vollkommen gleichgültig; Bedingung ist nur, dass er gross genug

[1]) Leitungsbahnen, S. 768.

sei. Wenn daher Strasburger[1]) die Ansicht vertritt, es müsse durchaus Luftdruck sein, durch Wasserströme könne ein Verschluss nicht bewerkstelligt werden, so weiss ich nicht, wie er sich hierbei mit den Principien der Mechanik abfinden will. Nach meinem Ermessen sind solche Aufstellungen doch gar zu paradox, als dass man sie ernst nehmen könnte.

Welchen Betrag der einseitige Überdruck erreichen muss, um den Verschluss der Hoftüpfel herbeizuführen, ist dagegen nicht mit der nöthigen Sicherheit ermittelt. Pappenheim[2]) berechnet denselben auf Grund seiner Filtrationsversuche zu etwa 5 cm Quecksilber, was ungefähr dem 15. Theil einer Atmosphäre entsprechen würde; allein die empirisch gewonnenen Zahlenwerthe, auf welche die Rechnung sich stützt, fallen bei jedem neuen Versuche verschieden aus, so dass auf Genauigkeit derartiger Bestimmungen nicht zu rechnen ist. Andere Beobachtungen hierüber liegen nicht vor. Nur ist von Russow schon 1877 constatirt und seitdem wiederholt bestätigt worden, dass beim Austrocknen frischen Splintholzes an der Luft der fragliche Verschluss in den weiten Tracheïden regelmässig eintritt, und zwar immer in der Art, dass die Schliessmembranen nach dem Orte der vorübergehend stärksten Luftverdünnung aspirirt erscheinen. Der hierzu erforderliche Überdruck beträgt also jedenfalls weniger als eine Atmosphäre.

Über die Vollständigkeit des Verschlusses gehen die Ansichten auseinander. Russow hielt ihn für nahezu luft- und wasserdicht, was jedoch mit den neueren Beobachtungen nicht übereinstimmt. Es ist bekannt, dass im lufttrockenen Holz die Binnenluft der Tracheïden Normalspannung besitzt, auch wenn die Hoftüpfel bleibend verschlossen sind. Der Zustand der Luftverdünnung, welcher den Verschluss herbeigeführt hat, wird folglich durch nachträglichen Luftzutritt wieder beseitigt. Ebenso wird die Filtrationsfähigkeit für Wasser, wie Pappenheim gezeigt hat, durch den Verschluss nicht aufgehoben, sondern nur herabgesetzt. Zu demselben Ergebniss führten auch die Versuche Strasburger's[3]), die ich in diesem Punkte für beweiskräftig halte.

[1]) Leitungsbahnen, S. 736.

[2]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. VII (1889), S. 17.

[3]) Leitungsbahnen, S. 729, 766.

Wenn wir uns jetzt nach Feststellung dieser Thatsachen die Frage vorlegen, wie die Verschlusseinrichtungen der Hoftüpfel in der lebenden Pflanze fungiren und welche Vortheile sich daraus für die Wasserbewegung ergeben, so gelangen wir sehr bald zu der Einsicht, dass eine befriedigende Antwort hierauf zur Zeit nicht gegeben werden kann. Wir begreifen zwar vollständig, dass im Bereich der Saugwirkung transpirirender Flächen Luftverdünnungen stattfinden, durch welche unter Umständen das Klappenventil der hofgetüpfelten Leitzellen aspirirt wird; allein der Nachweis, dass hieraus der Pflanze ein nennenswerther Vortheil erwächst, ist mit Schwierigkeiten verknüpft. Der luftverdünnte Zustand mag ja in Folge des Verschlusses etwas länger erhalten bleiben, als dies sonst der Fall wäre, aber gerade in Blättern und jungen Trieben, wo die Absperrung den grössten Nutzeffect versprechen würde, weil hier die Luftverdünnung ihr Maximum erreicht, treten bekanntlich die hofgetüpfelten Elemente mehr zurück und es kommen an ihrer Statt solche mit Ring- und Spiralverdickungen zur Verwendung, welche besondere Verschlusseinrichtungen nicht besitzen.

Für die Hoftüpfel im Stamme hoher Bäume fehlt vollends jede sichere Grundlage zur Beurtheilung ihrer Function. Wir wissen nicht einmal, ob ein Verschluss derselben im lebenden Stamme je zu Stande kommt. Denn voraussichtlich gehen die Spannungsänderungen der Binnenluft so langsam von statten, dass die Druckdifferenzen zwischen benachbarten Tracheïden nicht ausreichen, um das Klappenventil einem der beiden Tüpfelkanäle anzupressen. Und selbst wenn ausnahmsweise an bestimmten Stellen im Holze ein Tüpfelverschluss erzielt würde, so ist nicht einzusehen, was damit gewonnen wäre. Die Luftspannung ist im Stamme ja durchgehends ungefähr dieselbe, und die etwaige Absperrung localer Depressionen bewirkt nur, dass Luft und Wasser sich etwas langsamer als bei offenen Hoftüpfeln nach diesen Stellen hinbewegen. Ein Vortheil für die Pflanze ist darin nicht zu erkennen.

Dasselbe gilt von den hofgetüpfelten Zellen in der Nähe von Wundflächen, in Trockenästen u. dergl. Auch hier mag während des Austrocknens ein bleibender Tüpfelverschluss zu Stande kommen, der das Einströmen der Luft in die durch Verdunstung entleerten Tracheïden verlangsamt. Das hindert aber

nicht, dass die Binnenluft trotzdem in kurzer Zeit die gewöhnliche Atmosphärenspannung erreicht. Der Ausgleich der Spannungen wird also, wie vorhin, durch den Verschluss etwas verzögert, vielleicht um 24 Stunden, aber es bleibt durchaus fraglich, ob diese Verzögerung irgend welchen Nutzen mit sich bringt.

Die nüchterne Betrachtung der wenigen bis dahin festgestellten Thatsachen führt uns demnach zu der Erkenntniss, dass die Bedeutung der Hoftüpfel noch sehr ungenügend bekannt ist. Es muss daher einigermaassen überraschen, wenn Strasburger diese Dinge so darstellt, als ob nun Alles vollständig aufgehellt sei. Er sagt S. 768 seines Buches: „Überall sind solche Hoftüpfel als Verschlüsse in den Tracheïden des secundären Zuwachses angebracht und stellenweise schliessen sie auch die Enden der Gefässe ab. Diese Abschlüsse ermöglichen in allen Fällen, wo sie vorhanden sind, das Zustandekommen negativer Spannungen in einzelnen Abschnitten der Bahn, oder in seitlich angrenzenden, durch Hoftüpfel verbundenen Bahnen, und somit auch die Ausschaltung einzelner Bahnen aus der Wasserleitung. Diese Eigenschaften der Hoftüpfel sind jedenfalls auch die Ursache, warum die geschlossenen, des Dickenwachsthums ermangelnden Gefässbündel der Monocotylen an ihren unteren Enden, bevor sie an andere Gefässbündel anschliessen, mit Hoftüpfeln ausgestattete Tracheïden führen...... Letztere allein sind auf zeitweise Entleerung eingerichtet."

Diesen Angaben gegenüber sei hier bloss daran erinnert, dass negative Spannungen in todten Elementen, welche bald mit Wasser erfüllt, bald ganz oder theilweise entleert sind, überall vorkommen, und zwar ganz unabhängig von der Art der Wandverdickung. Man denke z. B. an die mit Faserverdickungen versehenen „Wasserzellen" im Blattparenchym tropischer Orchideen, an die „Spiralzellen" von *Nepenthes*, die Haare von *Campanula* u. s. w. Es mag ferner bemerkt werden, dass über die angeblichen „Ausschaltungen einzelner Bahnen", abgesehen von der oben erwähnten Erscheinung des Austrocknens und Absterbens in Folge von Verletzungen, meines Wissens keine Beobachtungen vorliegen. Strasburger selbst hat sich nur mit Objecten befasst, die an der Luft ausgetrocknet oder künstlich erzeugten Druckwirkungen ausgesetzt waren und folglich über

die Zustände und Vorgänge im Leben keinen Aufschluss geben konnten.

Wir befinden uns also nach wie vor in tiefer Unkenntniss über das Spiel und die Bedeutung des Klappenventils in lebenden, unversehrten Organen und ganz besonders in den Stämmen hoher Bäume, in welchen die Luftverdünnung stets nur einen geringen Grad erreicht. Aber auch die Rolle, welche Strasburger dem Tüpfelverschluss bei Verwundungen zuertheilt, erscheint mir bis auf Weiteres problematisch. Der Vergleich mit Kork-, Gummi- und Harzverschlüssen ist jedenfalls nicht als vollberechtigt zu erachten.

Nach der Auffassung Strasburger's spielt übrigens bei der Herstellung von Verschlüssen ausser dem Klappenventil auch das im Hoftüpfel capillar festgehaltene Wasser eine bedeutsame Rolle. Namentlich soll dadurch der Durchgang der Luft vollständig verhindert und die Schliessmembran zugleich vor dem Austrocknen geschützt werden[1]. Bezüglich des letzteren Punktes ist jedoch schwer einzusehen, wodurch ein solcher Schutz in unversehrten Organen überhaupt nöthig werden könnte. Die Zellhäute stehen ja sämmtlich mit flüssigem Wasser in Berührung und haben folglich jederzeit Gelegenheit sich damit zu imbibiren; aus demselben Grunde ist die Binnenluft des Holzes mit Wasserdampf stets nahezu gesättigt, so dass die Gefahr des Trockenwerdens auch für die Schliessmembranen vollständig ausgeschlossen erscheint. Soll aber dieser Wasserverschluss etwa nur bei Verletzungen in Frage kommen, so bewirkt die Verdunstung unter solchen Umständen ein viel zu rasches Verschwinden desselben, als dass er für die Pflanze in's Gewicht fallen könnte.

Was sodann die angebliche Undurchlässigkeit solcher Wasserverschlüsse für Luft betrifft, so weiss ich nicht, welche Versuche dieser Angabe zur Stütze dienen sollen. Was ich hierüber finden konnte (S. 751 und anderwärts), sind bloss Deutungen des Autors, keine Thatsachen, auf die man sich verlassen könnte. Nach meinen Erfahrungen sind die Zellhäute überhaupt nie undurchlässig für Luft, wohl aber sehr schwer durchlässig, so dass luftverdünnte Räume, sofern die Wasserzufuhr abgeschnitten ist, längere Zeit brauchen, um die dem Barometerstand entsprechende Normal-

[1]) Leitungsbahnen, S. 766.

spannung herzustellen. Eine vollständige Undurchlässigkeit ist überdies schon aus theoretischen Gründen ganz undenkbar, da jeder im Hoftüpfel festgehaltene Wassertropfen auf der Seite des Überdruckes mehr Luft als sonst absorbirt und daher auf der entgegengesetzten Seite wieder Luft abgiebt. Die letztere passirt also den Wassertropfen — ganz ebenso wie die imbibirte Membran — im gelösten Zustande und zwar in Mengen, welche für jedes bestimmte Gas von seinem Absorptionscoëfficienten abhängig sind. Kohlensäure diffundirt demgemäss sehr viel rascher, als Stickstoff oder Sauerstoff, aber eine vollständige Absperrung kann niemals stattfinden.

Was übrigens das thatsächliche Verhalten der Hoftüpfel im Leben betrifft, so habe ich an Zapfen, welche aus dem Stamme herausgebohrt und frisch untersucht wurden, wiederholt constatiren können, dass wenn die Tüpfelkanäle beiderseits an Luft grenzen, in der Regel auch der Hofraum mit Luft erfüllt ist. Die in Rede stehenden Wasserverschlüsse können deshalb bezüglich des Luftverkehrs nur eine sehr nebensächliche Rolle spielen. — Aspirirte Schliessmembranen habe ich bei diesen Untersuchungen niemals wahrgenommen.

7.

Zusammenfassung und Schluss.

Aus den vorstehenden Erörterungen geht meines Erachtens klar hervor, dass die Bestrebungen der genannten Autoren zu Gunsten einer rein physikalischen Theorie des Saftsteigens als erfolglos zu erachten sind. Denn obgleich die Thatsachen, die sie zu Tage gefördert haben, ein gewisses Interesse wohl beanspruchen dürfen, müssen doch die Deutungen, welche daran geknüpft wurden, als verfehlt bezeichnet werden.

Was Böhm als Capillaritätserscheinungen ansieht, hat sich bei genauerer Prüfung als eine durch Luftverdünnung erzeugte Saugwirkung herausgestellt, bei welcher die Capillarität meist gar nicht betheiligt ist. Dasselbe gilt von dem angeblich direct beobachteten Vorbeifliessen des Wassers zwischen Luftblasen und Tracheïdenwand, womit Strasburger nach dem Vorgange von J. Vesque der Saftbewegung zu Hülfe kommen will. Was er wirklich gesehen, war ebenfalls nur eine durch negativen

Luftdruck bewirkte Saugung, die aber in diesem Falle künstlich durch Austrocknen von Alkoholmaterial erzielt und zuweilen überdies durch Fliesspapier verstärkt wurde. Das sind Bedingungen, welche von den im lebenden Baumstamme vorhandenen weit abliegen. Übrigens konnte ich auch bei Wiederholung der Strasburger'schen Versuche nur beobachten, dass Luftblasen zuweilen (bei starker Saugung nämlich) von der Seite her zusammengedrückt werden, indem die Wasserbewegung hier momentan eine schiefe oder transversale Richtung einschlägt. Ein Überfliessen des Wassers von einem Glied zum andern innerhalb einer Jamin'schen Kette, also zwischen Luftblasen und Wand, kann aus solchen Vorgängen unter den in der Pflanze vorhandenen Bedingungen nicht gefolgert werden.

Der Grundgedanke, von welchem Strasburger ausgeht, erweist sich also als unhaltbar. Dadurch verlieren alle weiteren Ausführungen dieses Gedankens ihre Stütze. Diese sind aber auch an und für sich widerspruchsvoll und unbefriedigend. Schon die Einschränkung des Autors, dass nur die kleineren Luftblasen, nicht aber die grösseren, ein Überfliessen gestatten, macht die Hebung einer längeren Jamin'schen Kette unmöglich, und das gänzliche Stillschweigen über die Frage, warum denn das Überfliessen gerade vorwiegend von unten nach oben, und nicht umgekehrt, stattfinde, beweist, dass Strasburger über die zu überwindenden Schwierigkeiten nicht im Klaren war.

Die weiteren Angaben über Capillarwirkungen, das Verhalten imbibitionsfähiger Wände u. s. w. betreffend, habe ich mehr ihrer theoretischen Ansprüche wegen, als mit Rücksicht auf ihre Bedeutung für die Lehre vom Saftsteigen geprüft. Für die letztere fällt ein Unterschied von 20—30 % in den Zahlenwerthen nicht schwer in's Gewicht.

Was nun noch die Versuche Strasburger's mit farbigen Lösungen betrifft, so leiden dieselben hauptsächlich an zwei Fehlern. Der eine liegt im Zustandekommen zusammenhängender Flüssigkeitsfäden beim Eintauchen der abgeschnittenen Zweige oder Stämme in Wasser und dann in die betreffende Lösung. Dadurch werden nämlich Bedingungen für die Saugung hergestellt, welche im lebenden Baumstamme höchstens zur Zeit der grössten Saftfülle, nicht aber während der Sommermonate, gegeben sind. Der andere Fehler ist in der Voraussetzung

enthalten, dass der Luftdruck das Wasser nicht über 10 m emporheben könne. Das ist richtig für zusammenhängende Wassersäulen, aber unrichtig in all' den Fällen, wo diese Wassersäulen nach oben in eine Jamin'sche Kette übergehen. In einem solchen Falle hängt die Grenze der Saugwirkung von der Länge der Glieder ab, aus welchen die Kette besteht. Die maximale Steighöhe kann alsdann unter Umständen, wenn die Glieder lang genug sind, wohl 13—14 m erreichen.

Zum Schlusse noch ein Wort zur Vertheidigung der „vitalen Theorien“, welche Strasburger widerlegt zu haben glaubt. Die angedeutete Bezeichnungsweise kann ich zwar nicht empfehlen, denn wo die „Vitalität“ anfängt, da hört beim Saftsteigen die Theorie auf, und es treten blosse Vermuthungen an die Stelle, die nicht einmal den Namen von Hypothesen verdienen. Allein an der Thatsache, dass die Lebensthätigkeit der Zellen irgendwie in die Saftbewegung eingreift, halte ich unbedingt fest. Ohne dieses Eingreifen ist die Hebung des Wassers auf Höhen von 150 bis 200 Fuss und darüber einfach unmöglich, und alle Bemühungen, die vorhandenen Schranken mit unklaren physikalischen Vorstellungen zu durchbrechen, sind nicht viel mehr als ein Suchen nach dem Stein der Weisen.

Selbst wenn wir beim Saftsteigen bloss den ersten Schritt in's Auge fassen, von dem hier bis dahin gar nicht die Rede war, ich meine die Wasserbewegung von den Wurzelhaaren bis zu den Gefässen des Wurzelkörpers und das Emporsteigen des Wassers in denselben, so ist schon dieser einfache Vorgang ohne die Mitwirkung der Lebensthätigkeit unerklärlich. Das scheint übrigens in gewissem Sinne auch Strasburger anzunehmen[1]); doch spricht er bloss von einem „regulirenden Einfluss des protoplasmatischen Wandbelegs“ in den die Gefässe umgebenden Parenchymzellen (Belegzellen) und lässt im Übrigen die Filtration des Saftes in die leitenden Elemente durch „tracheale Saugung“ zu Stande kommen. Da aber bekanntlich die Filtration fortdauert, auch wenn die Gefässe mit Wasser ganz erfüllt sind, so steht diese Auffassung mit den Thatsachen in klarem Widerspruch. Wie soll unter solchen Umständen noch eine Saugung

[1]) Leitungsbahnen, S. 854.

stattfinden? In Wirklichkeit haben wir es hier mit einer dauernden Wasserströmung zu thun, die in leblosen osmotischen Apparaten ohne Zuhülfenahme einer besonderen Kraft (Aufwand von Energie) nicht erzeugt werden kann[1]. Auch die experimentell leicht zu constatirende Thatsache, dass diese Strömung beim Abkühlen der Wurzelspitzen auf etwa 2° über Null nahezu stille steht und beim Erwärmen wieder lebhafter wird, während doch der osmotische Druck nach wie vor so gut wie unverändert bleibt[2], weist deutlich auf Einflüsse hin, welche vom lebenden Plasma ausgehen.

So begegnet uns immer wieder, so oft wir die Vorgänge in lebenden Organen näher verfolgen, neben der Wirkung physikalisch bekannter Factoren ein unbekanntes Etwas, die Lebensthätigkeit des Plasmas, deren Mechanik zur Zeit noch vollständig im Dunkeln liegt.

[1]) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen, S. 303. Abh. d. math.-phys. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. XVI.

[2]) Diese speciellen Angaben nach Versuchen von Krabbe. Dass das Bluten im Allgemeinen durch starke Abkühlung, beispielsweise auf 5° R., sehr abgeschwächt oder auch vollständig sistirt wird, darf als bekannt vorausgesetzt werden (vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, S. 163).

XII.

Weitere Ausführungen über die durch Saugung bewirkte Wasserbewegung in der Jamin'schen Kette.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1893, S. 835—846.

In meiner ersten Mittheilung über das Saftsteigen[1]) habe ich die Bestimmung der Saugwirkungen innerhalb einer Jamin'schen Kette dadurch zu vereinfachen gesucht, dass ich von dem arithmetischen Mittel der Spannungen in den Luftblasen ausging und die Längen der letzteren unter der Voraussetzung berechnete, Zu- und Abnahme erfolge in arithmetischer Progression. Es findet sich daselbst (S. 572, diese Sammlung, S. 219) die folgende hierauf bezügliche Stelle: „Die Luftblasen haben also durchschnittlich halbe Normalspannung und folglich doppelte Länge. Diese Durchschnittswerthe entsprechen zugleich dem mittleren Glied der Kette, also der 500sten Luftblase. Wenn aber diese Luftblase bei halber Spannung doppelte Länge besitzt, so steigert sich diese Länge von da bis zum oberen Ende auf das Vierfache.“

Da nun diese Angaben, die zweifellos nicht strenge richtig sind, nach brieflichen Mittheilungen von befreundeter Seite Bedenken erregt haben, so soll hier zunächst untersucht werden, wie die wirklichen Längen der Luftblasen sich verhalten, wenn die Spannung von unten nach oben in jedem folgenden Gliede um eine bestimmte Grösse kleiner ist als im vorhergehenden. Wir denken uns also eine vielgliederige Jamin'sche Kette, der Einfachheit wegen mit Wassersäulen von je 1 mm Länge, wechselnd mit Luftblasen, welche bei Normalspannung ebenfalls 1 mm lang sein sollen. Am oberen Ende der Kette wirke sodann eine starke Saugung, welche die Spannung der nächstliegenden Luft-

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1886, S. 561; diese Sammlung, S. 207.

blasen auf einen kleinen Bruchtheil der Normalspannung herabsetzt und in diesem Zustande erhält, bis die entsprechenden Verschiebungen in der Kette stattgefunden haben. Setzen wir jetzt noch den Widerstand eines Meniskenpaares mit Einschluss des bei der Hebung zu überwindenden Eigengewichts = 5 mm Wasser, so erhalten wir für die Luftblasen mit weniger als Normalspannung folgende Spannungsreihe, als deren erstes Glied willkürlich 250 mm angenommen ist:

250, 255, 260, 265 . . . 9990, 9995

und für die Längen dieser Luftblasen ergeben sich die Werthe

$$\frac{10000}{250}, \frac{10000}{255}, \frac{10000}{260} \dots \frac{10000}{9990}, \frac{10000}{9995}.$$

Oder in einfacherer Form und zugleich als Summe der Reihe

$$10000\left[\frac{1}{250}+\frac{1}{255}+\frac{1}{260}\dots+\frac{1}{9990}+\frac{1}{9995}\right],$$

woraus man durch weitere Vereinfachung erhält

$$2000\left[\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\dots+\frac{1}{1998}+\frac{1}{1999}\right].$$

Zur Veranschaulichung dieser Zahlenverhältnisse sei AB (Fig. 7, S. 300) die gegebene Jamin'sche Kette, die in unserer Darstellung zugleich die Abscissenaxe bildet. Da die einzelnen Luftblasen, wie wir angenommen, bei Normalspannung je 1 mm lang sind und die damit alternirenden Wassersäulen gleiche Länge besitzen, was für 1950 Gliederpaare eine Gesammtlänge von 3900 mm ergiebt, so verlangte die graphische Darstellung eine Reduction der wirklichen Abscissenlängen auf einen bestimmten Bruchtheil derselben. Gewählt wurde 0,03. Hundert Gliederpaare nehmen demgemäss in unserer Figur eine Länge von nur 6 mm ein, während sie in Wirklichkeit schon bei Normalspannung 200 mm ausfüllen.

Die Ordinaten dagegen, welche die durch Saugung vergrösserten Luftblasenlängen darstellen, sind zur Verdeutlichung der Abstufungen in fünffachem Maassstabe aufgetragen. Die ursprüngliche Länge am unteren Ende der Kette (in der Figur rechts bei $\frac{1}{1999}$) beträgt hiernach 5 mm; die durch Saugung vergrösserten Längen (6, 7, 8, 10, 13 u. s. w.) sind den bezüglichen Ordinaten beigesetzt. Auf der Horizontalen CD findet man überdies die Spannungen der Luftblasen, welche den Längen

umgekehrt proportional sind, für die wichtigeren Ordinaten in Bruchtheilen des Atmosphärendruckes angegeben.

Betrachten wir jetzt die Curve, welche die Endpunkte der Ordinaten mit einander verbindet, etwas näher, so zeigt sich sofort, dass die Krümmung derselben von ihrem tiefsten Punkte bei *B* bis zu der mit 20 bezeichneten Ordinate, welche der Spannung $\frac{1}{4}$ entspricht, nur eine verhältnissmässig geringe ist. Hätten die Abscissen ihre wirkliche Länge, welche die in der Figur gegebene um mehr als das Dreissigfache übertrifft, oder wären sie, wie die Ordinaten, bei fünffacher Vergrösserung dargestellt, so würde die Abweichung von der geraden Linie noch viel weniger auffallen. Für die genannte Strecke könnte demnach unsere Curve, da es sich ja doch nur um approximative Berechnungen handelt, ohne Bedenken durch eine gerade Linie ersetzt werden. Damit ist zugleich gesagt, dass meine frühere Betrachtungsweise sich innerhalb der bezeichneten Grenzen als zulässig herausstellt.

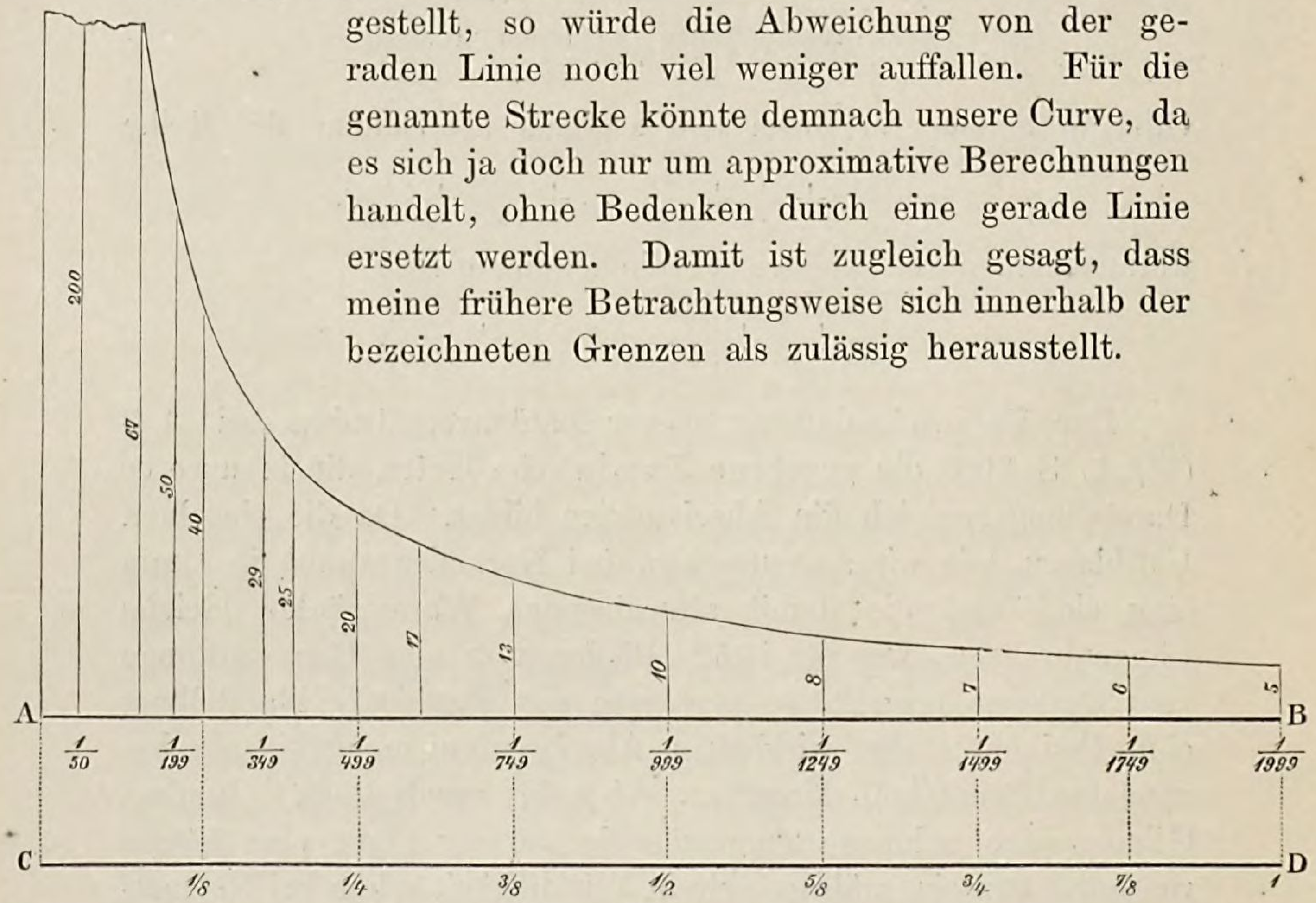


Fig. 7.

Wo dagegen die Luftverdünnung einen höheren Grad erreicht, wie dies für die linke Randpartie unserer Figur vorausgesetzt ist, da steigt die Curve so rasch in die Höhe, dass hier ein anderes Verfahren geboten erscheint. Aber welche Wege man auch einschlagen mag, es wird sich immer die Frage aufdrängen, wie hoch der Grad von Luftverdünnung in zwei- bis vierjährigen Zweigen überhaupt anzunehmen sei. Die einjährigen beblätterten Triebe mögen dabei ausser Betracht bleiben, da die

Wassersäulen der Jamin'schen Kette hier zum grossen Theil vollständig verschwinden, statt bloss verschoben zu werden. Bei unseren Laubhölzern sind deshalb im Allgemeinen die in Rede stehenden Verschiebungsbedingungen erst nach dem Blattfall, also in zwei- bis mehrjährigen Zweigen mit Peridermhülle, als gegeben zu betrachten.

Wenn ich hiernach im Folgenden, um eine möglichst strenge Methode der Berechnung zu wählen, die Summation der oben bezeichneten Reihe direct ausführe, so ist eine annähernde Kenntniss der ersten, in Wirklichkeit vorhandenen Glieder absolut nothwendig. Denn es hätte keinen Sinn, die Luftverdünnung beispielsweise bis auf $\frac{1}{1000}$ Atmosphäre zu steigern und folglich Luftblasenlängen von 1 m in Rechnung zu bringen, wenn thatsächlich nur sehr viel kleinere Werthe den Anfang unserer Reihe bilden.

Vorläufig mag es indessen genügen, die Reihe der Spannungen mit 250, 255, 260 ... Millimeter Wasserdruck, wie oben geschehen, beginnen zu lassen und dementsprechend die Summe der Luftblasenlängen nach der hieraus abgeleiteten Reihe zu bestimmen:

$$2000\left[\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\cdots+\frac{1}{53}+\frac{1}{1998}+\frac{1}{1999}\right].$$

Die experimentellen Befunde bezüglich der vorkommenden Spannungen sollen später mitgetheilt werden.

Für die Summation der Reihe kommt zunächst nur der in Klammern befindliche Theil in Betracht. Es ist dies ein nach beiden Seiten bestimmt abgegrenztes Stück der sogenannten harmonischen Reihe: $1+\frac{1}{2}+\frac{1}{3}+\frac{1}{4}\cdots\frac{1}{n}$, welche zu den divergirenden Reihen gehört, obschon sie aus beständig abnehmenden Gliedern besteht. Man hat nun für diesen speziellen Fall festgestellt, dass die Summe aller Glieder von $\frac{1}{n}$ bis $\frac{1}{2n}$ stets grösser ist als $\frac{1}{2}$, woraus sich für unsere Reihe die folgenden Beziehungen ergeben:

$$\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\cdots+\frac{1}{100}>\frac{1}{2}$$

$$\frac{1}{101}+\frac{1}{102}+\frac{1}{103}\cdots+\frac{1}{202}>\frac{1}{2}$$

$$\frac{1}{203}+\frac{1}{204}+\frac{1}{205}\cdots+\frac{1}{406}>\frac{1}{2}$$

$$\frac{1}{407}+\frac{1}{408}+\frac{1}{409}\ldots+\frac{1}{814}>\frac{1}{2}$$

$$\frac{1}{815}+\frac{1}{816}+\frac{1}{817}\ldots+\frac{1}{1630}>\frac{1}{2},\ \text{u. s. w.}$$

Diese Beziehungen gestatten indess nur eine vorläufige Orientirung und sind für strengere Anforderungen ungenügend. Ich habe deshalb die einzelnen Glieder der Reihe in 6 stellige Decimalbrüche umgerechnet und deren Summe durch Addition bestimmt. Für die Theilstrecken $\frac{1}{203}\ldots\frac{1}{406}$, $\frac{1}{407}\ldots\frac{1}{814}$ und folgende, in welchen die einzelnen Glieder nur wenig differiren, wurde indess nur je das 10., zuletzt nur je das 50. Glied berechnet und die Summe sodann mit 10 bezw. 50 multiplicirt. Als Resultat dieser Berechnung ergaben sich die nachstehend verzeichneten Werthe:

$$\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\ldots\frac{1}{100}=0{,}708164$$

$$\frac{1}{101}+\frac{1}{102}+\frac{1}{103}\ldots\frac{1}{202}=0{,}700504$$

$$\frac{1}{203}+\frac{1}{204}+\frac{1}{205}\ldots\frac{1}{406}=0{,}695540$$

$$\frac{1}{407}+\frac{1}{408}+\frac{1}{409}\ldots\frac{1}{814}=0{,}694374$$

$$\frac{1}{815}+\frac{1}{816}+\frac{1}{817}\ldots\frac{1}{1630}=0{,}692\ldots$$

$$\frac{1}{1631}+\frac{1}{1632}+\frac{1}{1633}\ldots\frac{1}{1999}=0{,}203357$$

$$3{,}693939.$$

Die Zahl 3,693939 stellt zunächst bloss die Summe aller Glieder von $\frac{1}{50}$ bis $\frac{1}{1999}$ dar. Um hieraus die Summe der Luftblasenlängen zu erhalten, hat man indessen nur nöthig, die genannte Zahl mit dem der Klammer vorgesetzten Coëfficienten 2000 zu multipliciren. Man erhält als Product 7387,878 mm, oder in Metern = 7,38. Dazu kommen dann noch die mit den Luftblasen alternirenden Wassersäulen von je 1 mm Länge, zusammen also mit einer Gesammtlänge von 1,95 m, so dass die ganze Tragweite der Saugung sich auf 9,33 m berechnet.

Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, dass unsere Reihe mit Spannungen beginnt, welche nur den vierzigsten Theil einer Atmosphäre betragen. Sollte in einem gegebenen Falle die

Luftverdünnung schon bei $\frac{1}{5}$ des Atmosphärendruckes stehen bleiben, so wäre die Summe von $\frac{1}{50}$ bis zu $\frac{1}{400} = 2{,}089339$, folglich nach Multiplication mit 2000 ein Betrag von 4,178678 m in Abzug zu bringen. Für die verlängerten Luftblasen bleiben alsdann noch 7,38 m — 4,18 m = 3,20 m, und als Tragweite der Saugung erhält man durch Addition der 1559 Wassersäulen 3,20 m + 1,59 m = 4,79 m.

Als ein weiteres Beispiel wählen wir jetzt noch eine Jamin'sche Kette, deren Glieder bei Normalspannung nur 0,5 mm lang sind, also gerade halb so lang als im vorhergehenden Falle. Alle übrigen Verhältnisse dagegen seien unverändert. Die Luftblasenlängen bilden alsdann die Reihe

$$\frac{1}{2}\left[\frac{10000}{5}+\frac{10000}{10}+\frac{10000}{15}\ldots+\frac{10000}{9990}+\frac{10000}{9995}\right],$$

welche nach leicht zu übersehender Vereinfachung die Form annimmt

$$1000\left[1+\frac{1}{2}+\frac{1}{3}+\frac{1}{4}\ldots\frac{1}{1997}+\frac{1}{1998}+\frac{1}{1999}\right]$$

oder, wenn wir die ersten Glieder bis zu $\frac{1}{50}$ vernachlässigen,

$$1000\left[\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\ldots\frac{1}{1999}\right].$$

Also wieder dasselbe Stück der harmonischen Reihe innerhalb der Klammer, vor derselben jedoch ein Coëfficient, der nur halb so gross ist, als im vorigen Beispiel. Demzufolge ergiebt die Summation der Reihe auch nur halb so grosse Werthe und für die von der Saugung beeinflusste Strecke, wenn zu den Luftblasen noch die 1950 Wassersäulen zugerechnet werden, eine Gesammtlänge von 4,46 m. Lässt man, wie oben, die Luftblasen, deren Spannung kleiner ist als $\frac{1}{5}$ Atmosphäre, in unserer Reihe also die Glieder $\frac{1}{50}$ bis $\frac{1}{400}$ ausser Betracht, so sinkt die Tragweite der Saugung auf 2,4 m herunter.

Noch ein drittes Beispiel sei hier kurz angeführt. Die Länge der Glieder betrage $\frac{1}{3}$ mm, der Widerstand eines Meniskenpaares unter Hinzurechnung des Eigengewichts der zwischenliegenden Wassersäule = 3 mm. Als Normalspannung setzen wir, um eine durch 3 theilbare Zahl zu haben, 9999 mm

Wasserdruck. Für die Luftblasenlängen erhält man alsdann die Reihe

$$\frac{9999}{3}\left[\frac{1}{3}+\frac{1}{6}+\frac{1}{9}+\frac{1}{12}\cdots\frac{1}{9996}\right]$$

oder vereinfacht

$$1111\left[1+\frac{1}{2}+\frac{1}{3}+\frac{1}{4}\cdots+\frac{1}{3332}\right].$$

Für die Summation lassen wir wieder die Anfangsglieder $1+\frac{1}{2}+\frac{1}{3}\cdots\frac{1}{49}$ unberücksichtigt. Wir erhalten alsdann die folgenden, theilweise schon bekannten Theilsummen

$$\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\cdots\quad\frac{1}{100}=0{,}708164$$

$$\frac{1}{101}+\frac{1}{102}+\frac{1}{103}\cdots\quad\frac{1}{202}=0{,}700504$$

$$\frac{1}{203}+\frac{1}{204}+\frac{1}{205}\cdots\quad\frac{1}{406}=0{,}695540$$

$$\frac{1}{407}+\frac{1}{408}+\frac{1}{409}\cdots\quad\frac{1}{814}=0{,}694374$$

$$\frac{1}{815}+\frac{1}{816}+\frac{1}{817}\cdots+\frac{1}{1630}=0{,}692\ldots$$

$$\frac{1}{1631}+\frac{1}{1632}+\frac{1}{1633}\cdots\quad\frac{1}{3262}=0{,}69\ldots.$$

$$\frac{1}{3263}+\frac{1}{3264}+\frac{1}{3265}\cdots\quad\frac{1}{3332}=0{,}0209\ldots$$

Zusammen 4,201482.

Diese Zahl, multiplicirt mit dem Coëfficienten 1111, ergiebt als Gesammtlänge der Luftblasen 4667 mm. Dazu kommen 3282 Wassersäulen mit 1094 mm, so dass die Tragweite der Saugung sich auf 5761 mm = 5,761 m berechnet. Lässt man die Glieder $\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\cdots\frac{1}{400}$ wegfallen, so reducirt sich diese Grösse auf 2,73 m.

Eine ebenso strenge und dabei viel elegantere Methode der Berechnung, auf die ich aber erst nachträglich aufmerksam wurde, verdient hier noch in Kürze erwähnt zu werden. Die Curve Fig. 7, welche die Luftblasenlängen darstellt, erweist sich nämlich bei näherer Betrachtung als eine gleichseitige Hyperbel, deren Ordinaten der Gleichung $y=\frac{a^2}{x}$ entsprechen. In unserer Figur ist für $x = 30$ mm die zugehörige Ordinate

$= 20$ mm, und ebenso erhält man für $x = 60$, 90 und 120 mm die respectiven Werthe $y = 10$, $6\frac{2}{3}$ und 5 mm. Hiernach ist a^2 in diesem concreten Falle $= 600$.

Wir berechnen jetzt nach bekannter Integralformel die Fläche F, welche zwischen den Ordinaten für $x = 3$ und $x = 120$ liegt und im Übrigen nach oben und unten von der Curve und der Abscissenaxe begrenzt wird. Es ist

$$F = \int_3^{120} \frac{a^2\,dx}{x} = a^2 \log. \text{nat.} \frac{123}{3} = 600 \log. \text{nat.} 40 = 600 \cdot 3{,}6889 = 2213{,}34 \text{ qmm.}$$

Erwägen wir nun, dass in unserer Figur 100 Luftblasen mit den dazwischenliegenden Wassersäulen nur eine Abscissenlänge von 6 mm einnehmen würden, so brauchen wir den 1950 Ordinaten der berechneten Fläche bloss eine Breite von je 0,06 mm zuzuschreiben, um damit diese ganze Fläche vollständig auszufüllen. Dividiren wir also den Flächeninhalt F durch 0,06, so giebt der Quotient die Gesammtlänge aller Ordinaten in der Figur, und da dieselben bei 5 maliger Vergrösserung dargestellt sind, so ist bloss noch eine Reduction auf $\frac{1}{5}$ nothwendig, um den wirklichen Werth zu erhalten. Dieser beträgt hiernach

$$\frac{2213{,}34 \times 100}{6 \cdot 5} = \frac{221334}{30} = 7377 \text{ mm} = 7{,}38 \text{ m.}$$

Die Ziffer stimmt mit der oben für die Reihe

$$2000\left[\frac{1}{50} + \frac{1}{51} + \frac{1}{52} \cdots \frac{1}{1999}\right]$$

gefundenen überein. Lassen wir auch hier die Luftblasen, deren Spannung weniger als $\frac{1}{5}$ Atmosphäre beträgt, ausser Betracht, so erstreckt sich die zu berechnende Fläche von $x = 24$ bis $x = 120$ mm, und es wird alsdann

$$F = 600 \log. \text{nat.} 5 = 600 \cdot 1{,}609439 = 965{,}66 \text{ qmm.}$$

Hieraus berechnet sich die Gesammtlänge der Luftblasen auf 3219 mm $= 3{,}22$ m, während wir oben durch directe Summation $= 3{,}20$ m gefunden hatten.

Was nun noch die empirischen Grundlagen der Berechnung betrifft, so habe ich zur Ergänzung meiner früheren Beobachtungen über die Längen der Luftblasen und Wassersäulen in den Gefässen einige weitere Bestimmungen ausgeführt,

welche zwar ziemlich verschiedene Werthe für die mittleren Längen in Zweigen und Ästen ergeben haben, die aber unter sich und mit den früher erhaltenen doch darin übereinstimmen, dass sie stets nur einen Bruchtheil eines Millimeters betragen. Es ist dies eine Thatsache, welche bei der Beurtheilung der Saugwirkungen nicht übersehen werden darf.

Einige specielle Angaben über die neuerdings ausgeführten Messungen sind im Folgenden zusammengestellt.

Acer Pseudoplatanus. Ende Mai 1893. Zweijähriger Zweig. In einem Gefässe des vorjährigen Holzes hatten vier aufeinander folgende Luftblasen die Längen: 0,164 mm, 1,081 mm, 0,127 mm, 0,143 mm. Arithmetisches Mittel = **0,379** mm. Die damit alternirenden Wassersäulen ergaben 0,641 mm, 0,366 mm und 0,408 mm. Mittelwerth = **0,472** mm.

Acer platanoides. Anfangs Juni 1893. Zweijähriger Zweig. In einem Gefäss des diesjährigen Zuwachses wurden 6 Luftblasen und 6 Wassersäulen gemessen. Sie ergaben die folgenden Werthe. Luftblasen: 0,191 mm, 0,058 mm, 0,106 mm, 0,067 mm, 0,042 mm, 0,122 mm. Mittelwerth = **0,098** mm. Wassersäulen: 0,053 mm, 0,345 mm, 0,003 mm, 0,148 mm, 0,101 mm, 0,095 mm. Mittelwerth = **0,124** mm.

Ulmus effusa. Ende Mai. Dreijähriger Zweig. Messungen an einem Gefäss des diesjährigen Zuwachses. 8 aufeinander folgende Luftblasen: 0,148 mm, 0,138 mm, 0,053 mm, 0,064 mm, 0,064 mm, 0,138 mm, 0,067 mm, 0,085 mm. Mittelwerth = **0,095** mm. 7 mit den Luftblasen alternirende Wassersäulen: 0,217 mm, 0,191 mm, 0,053 mm, 0,080 mm, 0,021 mm, 0,016 mm, 0,053 mm. Mittelwerth = **0,090** mm.

Über den Grad der Luftverdünnung in den Gefässen zwei- bis vierjähriger Zweige habe ich ebenfalls einige Messungen ausgeführt und dabei zunächst folgendes Verfahren eingeschlagen. Die Zweige wurden in einen mit Petroleum gefüllten Kasten herabgebogen und dann mit der Doppelscheere durchschnitten, sodass das Öl von beiden Schnittflächen aus in die Gefässe des zwischenliegenden Stückes eindringen konnte. Um die eingedrungene Flüssigkeit unter dem Mikroskop leichter erkennen zu können, wurde dem Öl so viel feingesiebte Thierkohle zugesetzt, dass die Mischung eine dunkle, fast schwarze

Färbung erhielt. Vor dem Versuche wurde sie jedesmal frisch aufgerührt, um eine möglichst gleichmässige Vertheilung der Kohle zu erzielen.

Dieses Verfahren erwies sich indessen als mangelhaft. Der Schnitt der Doppelscheere ist nämlich kein scharfer, sondern bringt Quetschungen mit sich, welche das sofortige Eindringen des Öls erschweren. Ein weiteres Hinderniss liegt ferner in dem Umstande, dass das herausgeschnittene Zweigstück zuweilen in der Scheere eingezwängt bleibt. Ich habe deshalb für spätere Beobachtungen die Doppelscheere mit einem eigens hierfür construirten Apparat (Fig. 8) vertauscht, welcher bei leichter Handhabung ziemlich scharf abgeschnittene Versuchsobjecte lieferte. Derselbe besteht im Wesentlichen aus zwei Stahlröhren *A* und *B*, von denen die eine in der anderen verschiebbar ist. Die innere dieser Röhren ist am unteren Ende *e* vom Lumen aus zugeschärft, so dass die Wand hier eine kreisförmige Schneide bildet; die äussere besitzt bei *e* einen seitlichen Einschnitt, in welchen der als Versuchsobject gewählte Zweig zu liegen kommt. Ein Druck auf den Kopf *K* der inneren Röhre, verbunden mit einer leichten Drehung, genügt alsdann, um den gewünschten Doppelschnitt unter Öl oder Quecksilber auszuführen.

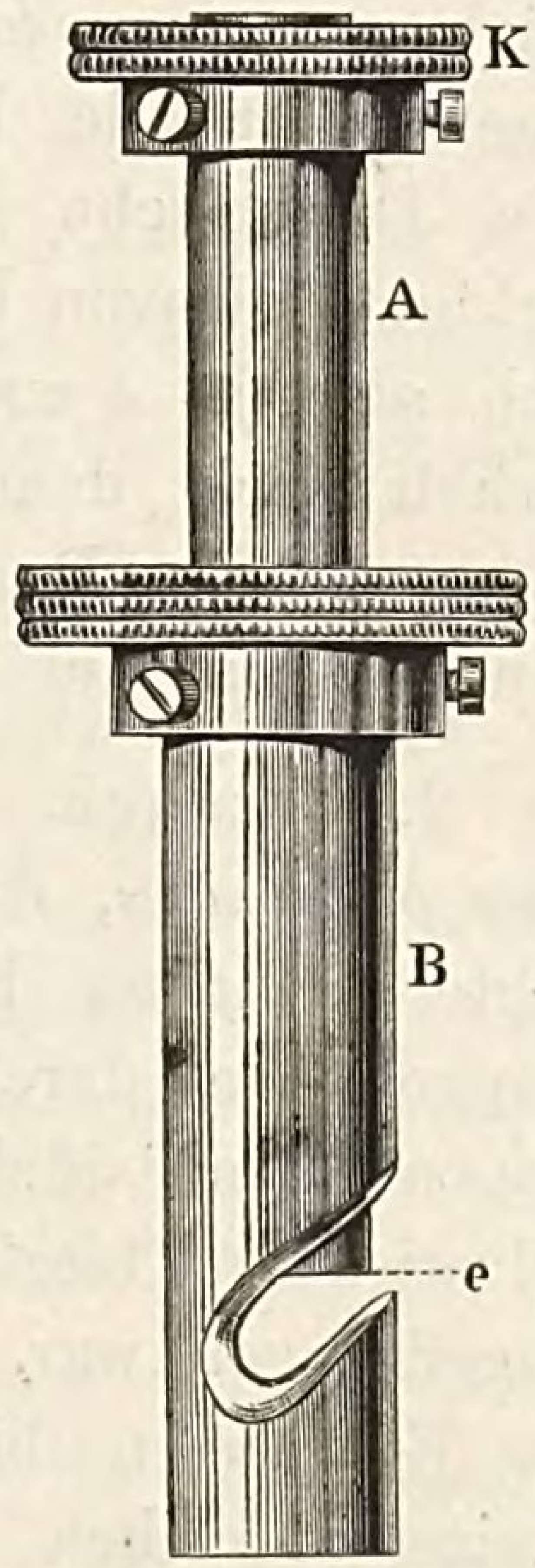


Fig. 8 (1/2 nat. Grösse).

Die Untersuchung der herausgeschnittenen Zweigstücke ist übrigens auch bei vollem Gelingen der Schnittoperation mit mancherlei Umständlichkeiten verknüpft. Es ist in der Regel nicht möglich, das Eindringen der Flüssigkeit von den Schnittflächen aus an einem und demselben Gefäss zu beobachten; man wird sich also in den meisten Fällen darauf beschränken müssen, Messungen an verschiedenen Gefässen anzustellen und dieselben nach bestem Ermessen zu combiniren. Auch die Länge der Glieder in der zusammengeschobenen Jamin'schen Kette lässt sich nur durch Beobachtungen an beliebigen, hierfür geeigneten Stellen annähernd bestimmen. Genaue Resultate sind folglich auf diesem Wege

nicht zu erwarten; es ist aber immerhin möglich festzustellen, dass ein gewisses Maximum der Luftverdünnung nicht überschritten wird.

Von den Ergebnissen der Messung theile ich demgemäss nur diejenigen mit, welche solche Maximalwerthe, d. h. die höchsten auf Grund der Beobachtung anzunehmenden Grade der Luftverdünnung betreffen. Die übrigen sind ohne Belang

1. Versuch. Juli 1893, 12 Uhr Mittags, bei 26° C. im Schatten. Ein unter Quecksilber herausgeschnittenes Zweigstück von *Acer platanoides* war 15 mm lang; die eingedrungene Quecksilbersäule hatte eine Gesammtlänge von etwa 7 mm. Die Jamin'sche Kette war demnach von 15 mm auf 8 mm verkürzt. Davon kommen auf Wasser und Luft ungefähr gleich viel, also je 4 mm. Die ursprüngliche Länge der Luftblasen verhält sich demnach zur Länge bei Normalspannung wie 7 + 4 zu 4. Darnach berechnet sich die Spannung der verdünnten Luft auf $\frac{4}{11}$ des Atmosphärendruckes.

2. Versuch. Juli 1893, $1\frac{1}{4}$ Uhr Mittags. Ein Zweig von *Acer platanoides*, der sich mehrere Stunden im directen Sonnenlichte befunden hatte, wurde unter Petroleum mittels der Doppelröhre durchschnitten. Die Untersuchung des 16 mm langen Schnittstückes ergab, dass auf der einen Seite das mit pulverisirter Thierkohle gefärbte Öl in einem Gefäss 6 mm weit eingedrungen war. Auf der anderen Seite liess sich aber nur ein Eindringen bis auf 2 mm constatiren. Die in gleicher Weise wie oben ausgeführte Rechnung ergiebt hiernach als Maass der Luftverdünnung $\frac{4}{8+4} = \frac{1}{3}$ des Atmosphärendruckes.

3. Versuch. Juli 1893, 12 Uhr Mittags, bei warmem Wetter (28° C. im Schatten). Ein zweijähriger Zweig von *Acer platanoides* wurde unter wässeriger Eosinlösung abgeschnitten. Hierbei drang das Eosin, wie die Untersuchung ergab, etwa 25 cm in das 50 cm lange Zweigende ein. Nimmt man wieder an, Wassersäulen und Luftblasen seien ungefähr gleich lang, so entfällt auf die letzteren bei Normalspannung 12,5 cm, im verdünnten Zustande dagegen 12,5 cm + 25 cm = 37,5 cm. Das Maass der Verdünnung beträgt demnach $\frac{12,5}{37,5} = \frac{1}{3}$ des Atmosphärendruckes. — Ein anderer, in gleicher Weise ausgeführter

Versuch ergab eine noch etwas geringere Spannung, nämlich $\frac{1}{4}$ des Atmosphärendruckes.

Zu diesen Versuchen ist jedoch zu bemerken, dass sie der gestellten Aufgabe, wonach die beblätterten Triebe ausser Betracht fallen, eigentlich nicht entsprechen. Dieselben sind aber doch insofern von Interesse, als sie den Beweis liefern, dass selbst im diesjährigen Spross meist nur eine mässige Luftverdünnung zu Stande kommt.

Das Resultat dieser Beobachtungen lässt sich dahin zusammenfassen, dass die Luftverdünnung in den Gefässen zwei- bis vierjähriger Triebe gewöhnlich schon bei $\frac{1}{3}$ der Normalspannung stehen bleibt und voraussichtlich nur selten unter $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{5}$ des Atmosphärendruckes herabgeht. Demgemäss können die Glieder $\frac{1}{50}$ bis $\frac{1}{400}$ in unserer Reihe bei der Summation vernachlässigt werden, wodurch die Tragweite der Saugung in den oben erwähnten Beispielen thatsächlich auf 5,20 m bis 2,6 m heruntersinkt.

Die genauere Berechnung der Saugwirkung, wie sie im Vorhergehenden ausgeführt wurde, liefert hiernach in der Hauptsache dasselbe Ergebniss, wie die frühere, weniger strenge Betrachtungsweise. Wie man auch die Prämissen wählen mag, so lange dieselben mit wirklichen Zuständen und gegebenen Factoren annähernd übereinstimmen, erhält man stets nur eine Saugung, welche bei hohen Bäumen etwa bis zur Basis der Krone oder in den oberen Theil des Stammes herunterreicht. Und da ein Druck von unten während des Sommers oft gar nicht vorhanden, in anderen Fällen höchstens bis zu 1 — 2 m über dem Boden nachweisbar ist, so gelangen wir immer wieder zu der Schlussfolgerung, dass der ganze mittlere Theil des Stammes den Wirkungen der Saugung und des Wurzeldruckes vollständig entzogen bleibt.

Damit in Uebereinstimmung steht die Thatsache, dass im Stamme unserer Bäume, wie ich bereits wiederholt[1]) betont habe, eine gesetzmässige Abnahme der Luftspannung von unten nach oben nicht vorzukommen scheint, jedenfalls nicht constatirt

[1]) Vgl. Schwendener, Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitzungsber d. Berl. Akad. d. Wiss., 1892, S. 923, Anmerkung; diese Sammlung, S. 270.

ist. Hebende Kräfte von bekannter Natur sind somit nicht vorhanden. Dessenungeachtet nimmt die Wasserbewegung auch im mittleren Theile des Stammes ihren ungestörten Fortgang. Sie muss also wohl durch Triebkräfte besonderer Art, wie sie ja auch sonst im Pflanzenleben häufig genug vorkommen, unterhalten werden. Und so scheint mir die Annahme, dass beim Saftsteigen die Lebensthätigkeit der parenchymatischen Elemente mit im Spiele sei, fast unabweislich.

Anhangsweise lasse ich hier noch einige Daten folgen, welche die Tragweite der Saugung in einer Jamin'schen Kette mit 10 mm langen Gliedern betreffen. Dass in diesem Falle die Saugwirkungen sich erheblich weiter erstrecken als unter den bisherigen Voraussetzungen, habe ich bereits früher gezeigt[1]). Da jedoch die im Vorstehenden angewandte Methode zweifellos genauer ist als die damals befolgte, so lohnt es sich, die Summation der gegebenen Reihe auch für den erwähnten Fall auszuführen.

Wir denken uns die Kette zunächst horizontal. Die ursprüngliche Länge der Wassersäulen und Luftblasen sei also = 10 mm, der Widerstand eines Meniskenpaares = 5 mm, das Minimum der Spannung = 250 mm Wasser. Dann erhalten wir für die durch Saugung verlängerten Luftblasen die Reihe

$$10\left[\frac{10000}{250}+\frac{10000}{255}+\frac{10000}{260}\cdots+\frac{10000}{9995}\right]$$

oder vereinfacht

$$20000\left[\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\cdots+\frac{1}{1999}\right].$$

Die Summe der Glieder innerhalb der Klammer ist bekannt. Durch Multiplication mit 20000 erhält man für die Luftblasen eine Gesammtlänge von 73878 mm = 73,87 m[2]). Dazu kommen 1950 Wassersäulen mit 19500 mm = 19,5 m. Die Tragweite der Saugung beziffert sich demnach auf 73,87 m + 19,5 m = 93,37 m.

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1892, S. 934; diese Sammlung, S. 283.

[2]) Nach der oben erwähnten Berechnungsweise mit Hülfe der Quadratur der Hyperbel = 73,78 m.

Nun betrug die ursprüngliche Länge der hier in Betracht kommenden 3910 Glieder, Normalspannung der Luftblasen vorausgesetzt, = 39,1 m. Die letzte Wassersäule der Kette, welche an die meistverlängerte Luftblase grenzt, wurde hiernach in Folge der Saugung um 93,37 m — 39,10 m = 54,27 m verschoben.

Geht die Luftverdünnung nicht über $\frac{1}{5}$ des Atmosphärendruckes hinaus, so fallen die Glieder $\frac{1}{50} + \frac{1}{51} \cdots \frac{1}{400} = 2{,}089$ ausser Betracht und die Summe der Luftblasenlängen reducirt sich auf 73,87 m — 41,78 m = 32,09 m. Hierzu 1999 — 400 = 1599 Wassersäulen mit 15,99 m, macht zusammen eine Tragweite von 48,08 m. Die Verschiebung der letzten Wassersäule in Folge der Luftverdünnung beträgt jetzt nur noch 48,08 m — 31,98 m = 16,1 m[1]).

Stellen wir uns jetzt die Kette lothrecht aufgerichtet vor, so ist es nothwendig, die Prämissen so weit zu ändern, dass die einzelnen Wassersäulen durch den Widerstand ihrer beiden Menisken getragen werden. Beträgt der letztere nur 5 mm, wie wir angenommen haben, so dürfen selbstverständlich auch die Wassersäulen dieses Maass nicht überschreiten, wenn die Tendenz zum Sinken vermieden werden soll. Es empfiehlt sich indessen, dieselben noch kürzer zu wählen. Ihre Länge betrage also = 1 mm, die der Luftblasen dagegen = 10 mm. Gesammtlänge der Kette somit = 21,45 m. Die Summe der verlängerten Luftblasen ist dementsprechend wie vorhin = 73,87 m; die 1950 Wassersäulen aber ergeben jetzt bloss noch einen Zuwachs von 1,95 m, so dass die Tragweite der Saugung sich auf 75,82 m berechnet. Die oberste Wassersäule erfährt folglich eine Hebung von 75,82 m — 21,45 m = 54,37 m.

Lassen wir endlich auch hier die Anfangsglieder der Reihe von $\frac{1}{50}$ bis $\frac{1}{400}$ wegfallen, so bleiben für die Luftblasen, wie oben, = 32,09 m. Dazu 1599 Wassersäulen mit 1,599 m, macht zusammen = 33,689 m. Die Hebung der obersten Wassersäule reducirt sich nunmehr auf 33,689 m — 21,45 m = 12,239 m.

[1]) In Folge eines Rechenfehlers war früher 8,98 m als Verschiebungsgrösse angegeben.

Diese Beispiele lehren in überzeugender Weise, dass die Länge der Glieder in der Jamin'schen Kette für die Tragweite der Saugung von maassgebender Bedeutung ist.

Zusatz 1

(August 1894).

Bald nach dem Erscheinen der vorstehenden Mittheilungen stellte Steinbrinck[1]) für die auszuführenden Berechnungen algebraische Formeln auf, in welche man die durch Beobachtung gefundenen Werthe (Länge der Kettenglieder, Luftverdünnung etc.) bloss einzusetzen braucht, um die Tragweite der Saugung, die Hubhöhe der obersten Wassersäule etc. zu bestimmen. Die nach diesen Formeln erhaltenen Zahlenbeispiele ergeben indess für die im Texte behandelten Fälle ein Facit, welches von dem meinigen nur wenig differirt. Für die Reihe

$$\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\cdots+\frac{1}{1999}$$

ist z. B. nach Steinbrinck die Summe gegeben durch

$$\int_{50}^{1999} = \text{log. nat.}\ \frac{1999}{50}+\frac{1}{2}\left(\frac{1}{50}+\frac{1}{1999}\right)=3{,}6884+0{,}01025=3{,}69865,$$

während ich durch directe Summation $= 3{,}69394$ gefunden hatte. Eine Differenz tritt also erst in der dritten Decimale hervor und giebt folglich für die practische Lösung unserer Aufgabe keinen nennenswerthen Ausschlag.

Durch eine briefliche Mittheilung Steinbrinck's erfuhr ich ferner, dass Schloemilch[2]) die harmonische Reihe bereits summirt hat. Ich habe die citirte Stelle nachgesehen und mich dabei überzeugt, dass die Schloemilch'sche Formel ausser den 2 Gliedern, mit welchen Steinbrinck rechnet, noch eine Reihe weiterer Glieder enthält, die aber freilich nur sehr kleine Werthe liefern. In unserem Falle käme nach Schloemilch zu der oben bezeichneten Summe $= 3{,}69865$ noch ein Plus von

[1]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1894, S. 120.

[2]) Übungsbuch zum Studium der höheren Analysis, 2. Aufl., S. 182.

0,00003 hinzu, so dass also der bis zur 5ten Decimale genaue Betrag der Reihe: $\frac{1}{50}+\frac{1}{51}+\frac{1}{52}\cdots+\frac{1}{1999}$ sich auf 3,69868 beziffern würde.

Wie man sieht, sind alle diese Vervollständigungen und Berichtigungen zwar mathematisch begründet, aber für die Lösung der gestellten Aufgabe ohne Belang.

Zusatz 2

(October 1897).

Seit meiner letzten Veröffentlichung über das Saftsteigen ist dieses Thema von verschiedenen Autoren, aber meines Erachtens in wenig befriedigender Weise behandelt worden.

Das oben (S. 285) beschriebene Experiment, auf welches Böhm seine gänzlich unhaltbare „Capillaritätstheorie“ gründete, wird immer von Neuem wiederholt und mitunter in einer Weise gedeutet, als ob der horror vacui, den schon Torricelli auf Wirkungen des Luftdruckes zurückzuführen verstand, erst noch der Erklärung bedürfte.

Was zeigt uns denn dieser Versuch? Eine mit Wasser gefüllte Röhre ist am oberen Ende mit einem Pfropfen versehen, welcher für Wasser durchlässig, aber für Luft undurchlässig ist. Ob dieser Pfropf ein ausgekochtes Stück eines Pflanzenstengels oder ein Cylinder aus Gips, Sandstein etc., ist vollkommen gleichgültig; nur soll derselbe für Luft einen guten Verschluss bilden. Das untere Ende der Röhre taucht in ein Gefäss mit Quecksilber.

Nun fragt es sich, was geschehen wird, wenn der Pfropf, den man zur Erzielung eines raschen Erfolges mit einer hinlänglich grossen Verdunstungsfläche ausstatten mag, Wasser in Dampfform an die Atmosphäre abgiebt und den Verlust von unten her wieder ersetzt? Es ist doch klar, dass der Wasservorrath in der Röhre durch diesen Verdunstungsprocess allmählich verbraucht wird, und da ein Vacuum nicht entstehen kann, so muss das Quecksilber steigen und zwar nicht bloss bis zur Höhe des Barometerstandes, sondern mit Rücksicht auf die Cohäsion der Flüssigkeitssäule noch etwas darüber hinaus. Der Vorgang ist also rein physikalischer Natur und giebt über

die dunklen Punkte in der Physiologie des Saftsteigens nicht die geringste Auskunft.

Was sodann die Strasburger'schen Versuche mit giftigen Lösungen betrifft, wobei diese letzteren von der Schnittfläche abgehauener Baumstämme aufgenommen und bis in die Kronen emporgeführt wurden, so bin ich ausser Stande, aus den mitgetheilten Versuchsergebnissen in Bezug auf die schwebenden Fragen irgendwelche Folgerungen abzuleiten, weil die Vertheilung von Luft und Flüssigkeit in verschiedenen Höhen nicht untersucht wurde. Wahrscheinlich bilden sich im unteren Theil des Stammes beim Aufsteigen der Lösungen continuirliche Flüssigkeitssäulen. Etwas weiter nach oben dürften Unterbrechungen durch Luftblasen eintreten; wir hätten alsdann Jamin'sche Ketten in den leitenden Geweben, aber freilich nur solche von unbekannten Gliederlängen. Eine approximative Bestimmung der Saugwirkung ist unter solchen Umständen gänzlich ausgeschlossen. Man müsste doch mindestens durch mikroskopische Untersuchung herausgebohrter Zapfen einige Daten über die Zustände im Innern zu gewinnen suchen, um die von der Transpiration abhängigen Bewegungen durch Rechnung annähernd ermitteln zu können. So lange solche Daten nicht vorliegen, ist mit den Brutto-Ergebnissen Strasburger's nicht viel anzufangen.

Dagegen halte ich die Versuche von Dixon und Joly[1]), soweit sie sich auf die Cohäsion des Wassers beziehen, für einwandsfrei. Es darf als erwiesen betrachtet werden, dass das Maass dieser Cohäsion ein viel höheres ist, als früher angenommen wurde. Mit der Verwerthung dieser Thatsache zur Erklärung des Saftsteigens, wie sie von verschiedenen Autoren versucht wurde, bin ich jedoch nicht einverstanden, weil die Voraussetzung continuirlicher Wasserfäden, die von den Zweigspitzen bis zu den Wurzelenden reichen sollen, mit den Beobachtungsthatsachen im Widerspruch steht. Man braucht nur an einem beliebigen Stück eines Astes oder an frisch aus dem Stamme herausgeschnittenem Holz das Th. Hartig'sche Experiment auszuführen (vgl. S. 227), um sich zu überzeugen, dass die untere Schnittfläche trocken bleibt, wenn man auf die obere

[1]) H. H. Dixon and J. Joly, On the ascent of sap. Philosoph. Transact. of the Royal Society of London, 186 B. (1895), p. 563—576.

einen Tropfen Wasser aufsetzt. Das Experiment gelingt nur nach vorausgegangener regnerischer Witterung.

Aber selbst angenommen, die Continuität des Wassernetzes sei gegeben, so beruht doch die Vorstellung, dass lange, den ganzen Baum durchziehende Wasserfäden durch Luftdruck oder, wie Askenasy will, durch die Imbibitionskraft der Zellwände gehoben werden können, auf Illusion. Bezüglich des Luftdruckes erscheint mir jede weitere Erörterung überflüssig, da die thatsächlichen Leistungen desselben hinlänglich bekannt sind, und was die Imbibitionskräfte nicht gesättigter Membranen betrifft, so lehren die Trockenäste und ebenso die Beobachtungen an welkenden Sprossen, dass diese Kräfte nicht ausreichen, um auch nur auf einen Meter Entfernung das in Membranen oder im Lumen der Zellen enthaltene Wasser in Bewegung zu setzen. Alle Einwände, welche gegen die Imbibitionstheorie im Sinne von Sachs geltend gemacht wurden, sprechen auch gegen diese neuere Formulirung derselben.

E

Quellung und Doppelbrechung

XIII.

Über Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1887, S. 659—702.

Das Verhalten der Zellmembranen bei der Quellung und die bekannten Farbenerscheinungen im polarisirten Licht sind seit den eingehenden Untersuchungen Nägeli's wiederholt Gegenstand der Beobachtung und der theoretischen Betrachtung gewesen. Aber statt zu einer fruchtbaren Sichtung der sich widersprechenden Beobachtungsthatsachen und zu einem befriedigenden Ausbau der hierauf basirten Theorie zu führen, haben diese neueren Veröffentlichungen die Widersprüche bezüglich der thatsächlichen Grundlagen gehäuft und die Gegensätze in den theoretischen Schlussfolgerungen verschärft. So bestreitet z. B. von Höhnel[1]), dass die Quellung selbst eine Verkürzung der Faserzellen in der Längsrichtung herbeiführen könne; diese Erscheinung sei vielmehr die Wirkung von molecularen Spannungen, welche dem Autor zufolge schon vorher in der Membran vorhanden waren, aber erst durch die Einwirkung des Quellungsmittels die Möglichkeit der Ausgleichung erlangen. Ebenso sollen auch die Verlängerungen in irgend einer Richtung durch Spannungen bedingt sein, die natürlich in diesem Falle Druckspannungen sein müssten, während sie im vorhergehenden Zugspannungen waren. Das Thatsächliche des Quellungsvorganges würde nach dieser Vorstellung im Wesentlichen durch Kräfte herbeigeführt, welche das Quellungsmittel nicht erst hervorzurufen, sondern bloss auszulösen hätte. Und was den inneren Bau der Membranen betrifft, so hätten die Nägeli'schen Micelle

[1]) Bot. Zeitg. 1882, S. 595.

nach von Höhnel keine Berechtigung mehr, da ja die eingebildeten molecularen Spannungen die zu beobachtenden Veränderungen vollständig erklären.

Ebenso hält auch Strasburger[1]) die Annahme krystallinischer Micelle für unhaltbar. Er nimmt daher seine Zuflucht zur „netzförmigen Verkettung der Molekeln", wie sie die Chemiker für gewisse organische Verbindungen voraussetzen, und lässt die Quellung durch Eindringen von Flüssigkeit in die Maschen seines molecularen Netzwerkes zu Stande kommen. Die Ursache aber, welche die Volumvergrösserung quellender Membranen bewirkt, liegt nach ihm nicht in molecularen Spannungen, sondern wie bei Nägeli in der Anziehung zwischen Substanz und Quellungsmittel.

In gleicher Weise gehen die Ansichten bezüglich der Doppelbrechung organisirter Substanzen auseinander. Während Nägeli die Ursache der Anisotropie in die Micelle verlegt, nehmen N. J. C. Müller, Strasburger, von Höhnel u. A. an, das gegebene Elasticitätsellipsoid sei aus den im Objecte vorhandenen oder vorhanden gewesenen Spannungen zwischen den Molecülen zu erklären. Hier handelt es sich übrigens nicht bloss um theoretische Vorstellungen und Schlüsse, sondern auch um widersprechende Angaben über den direct beobachteten Einfluss von Druck- und Zugspannungen, welche durch geeignete Einrichtungen künstlich herbeigeführt wurden. Nach Nägeli ist die Zellmembran gegen solche Spannungen so gut wie unempfindlich, während bekanntlich Glasfäden, Krystallnadeln u. s. w. auf Druck und Zug mit deutlichem Farbenwechsel reagiren; nach anderen Autoren und speciell nach den neueren Veröffentlichungen von Victor von Ebner und A. Zimmermann besteht dieser Gegensatz nicht.

Von diesen Fragen schienen mir namentlich diejenigen, welche das Thatsächliche des Quellungsvorganges und der durch Zugspannung bewirkten Farbenänderungen im polarisirten Licht betreffen, einer erneuten Untersuchung zu bedürfen. Denn einerseits stand die Angabe Nägeli's, dass die Spiralstreifen der Bastzellen bei der Quellung niedergedrückt werden und sich dabei verlängern, mit meinen auf Beobachtung und Rechnung

[1]) Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, S. 217 ff.

gestützten Anschauungen über Torsionserscheinungen im Widerspruch, und andererseits stimmen alle Autoren, die sich experimentell mit den erwähnten Farbenänderungen beschäftigt haben, darin überein, dass die Erlangung einwurfsfreier Resultate mit grossen Schwierigkeiten verknüpft ist, die sich bei manchen Objecten gar nicht umgehen lassen. Dazu kommt, dass das Wort „Spannung“ in der einschlägigen Litteratur keineswegs immer dieselbe Bedeutung hat und dass in Folge dessen Missverständnisse entstanden sind, deren Beseitigung nur durch schärfere Fassung der Begriffe nach den in der Mechanik üblichen Normen erzielt werden kann.

Ich beginne mit der Betrachtung der Quellungserscheinungen, welche für die Beurtheilung der angedeuteten Fragen wohl den besten Ausgangspunkt bilden.

I.

Quellungserscheinungen.

Um eine klare Einsicht in die Veränderungen zu erlangen, welche in Folge der Quellung eintreten, setzen wir zunächst eine sehr dünne Membran voraus, bei welcher bloss die in der Fläche liegenden Richtungen in Betracht kommen. Ist alsdann ein beliebiges Dreieck auf dieser Membran gegeben, d. h. durch erkennbare Punkte oder Linien fixirt, so genügt es, dieses Dreieck auch im gequollenen Zustande nach Lage und Form zu bestimmen, indem aus den hierzu erforderlichen Daten die fraglichen Dimensionsänderungen für alle möglichen Richtungen sich ableiten lassen. Ein Dreieck ist nun aber bestimmt 1) durch seine drei Seiten, 2) durch einen Winkel und die beiden einschliessenden Seiten, 3) durch eine Seite und zwei beliebige Winkel. Welche von diesen Grössen zu messen seien, hängt von der Beschaffenheit des vorliegenden Objectes ab. Ist dies z. B. ein dünnwandiger Hohlcylinder mit deutlicher Spiralstreifung, so empfiehlt es sich, die Länge und den Querdurchmesser desselben, sowie die Neigung der Spiralstreifen zur Axe — und zwar jede dieser Grössen vor und nach der Quellung — zu bestimmen. Die Construction der beiden Zustände giebt uns alsdann ein deutliches Bild der durch Quellung

bewirkten Veränderungen. Dies soll an Fig. 9 noch specieller erläutert werden.

Es sei *a b* der aus dem Querdurchmesser berechnete Umfang der eben gelegten Cylinderfläche, *e* die Neigung der Spiralstreifen zur Horizontalen und *a c* die aus *e* und der gemessenen Cylinderlänge bestimmte lineare Dimension eines Spiralstreifens. Dann ist das Dreieck *a b c* durch die Seiten *a b* und *a c* und den eingeschlossenen Winkel *e* gegeben. Vergrössert sich jetzt der Cylinderumfang in Folge der Quellung auf *a b'* und die Neigung der Spiralstreifen zur Horizontalen auf *e'*, während die Länge sich bis zur punktirten Querlinie verkürzt, so lässt sich in gleicher Weise auch das Dreieck *a b' c'* bestimmen, in welches *a b c* nunmehr verwandelt ist, — und damit ist der ganze Quellungsvorgang vollständig charakterisirt. Es bedarf jetzt bloss noch einer einfachen Rechnung oder der graphischen Construction, um aus den gewonnenen Daten die Dilatation für jede beliebige Richtung abzuleiten und folglich auch diejenigen Richtungen zu ermitteln, in welchen die Quellung ein Maximum oder Minimum erreicht. Und wenn es sich hierbei herausstellt, dass gewisse Linien, die man sich in der Fläche gezogen denkt, Verkürzungen statt Verlängerungen erfahren, so ist dies eben eine Thatsache, die sich durch keinerlei Sophismen wegdisputiren lässt.

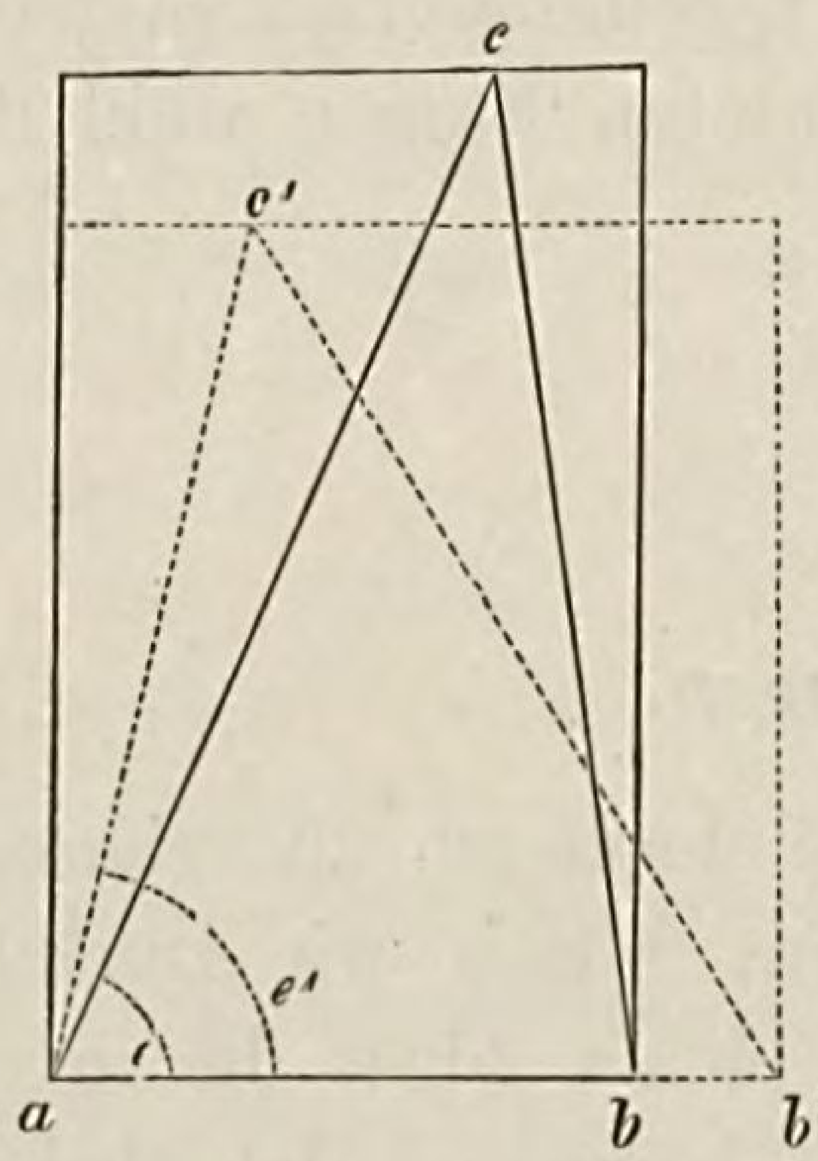


Fig. 9.

Diese Betrachtungen, die ich glaubte vorausschicken zu sollen, sind keineswegs neu; sie finden sich dem wesentlichen Inhalte nach schon bei Nägeli[1]), dann in gedrängterer Form im „Mikroskop“ [2]) und mit eingehender mathematischer Begründung auch in der Abhandlung von A. Zimmermann[3]) über die Torsion der Gramineen-Grannen. Immer ist es ein

[1]) Sitzungsber. d. K. bayerischen Akad. d. Wiss. 1864, II.
[2]) Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, 2. Aufl., S. 431.
[3]) Pringsheim's Jahrb., XII, S. 551.

Dreieck (weil dies die denkbar einfachste Figur), von welchem der Beobachter ausgeht, und zur Lösung der gestellten Aufgabe ist erforderlich, dass die Veränderung, welche dieses Dreieck bei der Quellung erleidet, durch Messung ermittelt werde. Es ist mit anderen Worten nothwendig, die oben erwähnten drei Grössen zu bestimmen, welche zur Construction des Dreieckes vor und nach der Quellung unentbehrlich sind.

Mit dieser Darlegung, deren Richtigkeit mir zweifellos erscheint, ist nun aber von Höhnel nicht einverstanden. Er sagt in seiner Mittheilung[1]) mit aller Bestimmtheit: „Diese Argumentation ist unrichtig. Denn die Quellung ist ein Vorgang, bei welchem sich jeder einzelne Punkt des quellenden Objectes vergrössert, bei welchem also das Object nach allen Richtungen hin an Ausdehnung gewinnen muss Daher giebt es auch kein Dreieck, dessen Höhe bei dem Quellungsvorgange kleiner werden kann. Da ferner eine Ebene nur zwei Dimensionen hat, die auf einander senkrecht stehen, so muss jeder in allen Punkten gleichmässig stattfindende Quellungsvorgang auf Quellung in zwei auf einander senkrecht stehenden Richtungen zurückgeführt werden können. Ferner muss das Quellungsresultat durch Quellung in zwei Richtungen vollständig gegeben sein."

Diese Worte enthalten zunächst eine willkürliche Definition der Quellung, durch welche Verkürzungen von vorne herein ausgeschlossen sind, und aus dieser selbst geschaffenen Prämisse wird dann ganz richtig der Satz abgeleitet, dass die Höhe eines Dreiecks nicht kleiner werden könne. Welche Berechtigung hat denn aber eine solche Definition gegenüber der untrüglichen Wahrnehmung, dass Verkürzungen — wie von Höhnel selbst zugiebt — ganz unzweifelhaft vorkommen? Ob sie durch moleculare Spannung oder durch andere Kräfte veranlasst seien, ist eine theoretische Frage, die mit dem Quellungsvorgange selbst nichts zu thun hat.

Ebenso unrichtig ist die Behauptung, dass eine Ebene nur zwei „Dimensionen" habe, die auf einander senkrecht stehen. Sie hat im Gegentheil unendlich viele, und es ist Sache des Beobachters, für die auszuführenden Messungen eine bestimmte

[1]) Bot. Zeitg. 1882, S. 595.

Wahl zu treffen. Ist beispielswiese das Object eine Bastzelle mit schraubenliniger Streifung, so könnte etwa die Richtung der Streifen den Ausschlag geben. Man würde also, der Anweisung von Höhnel's entsprechend, die Streifenlänge zwischen zwei bestimmten Punkten und ebenso eine beliebig gewählte Linie, welche die Streifenrichtung rechtwinklig schneidet, vor und nach der Quellung zu messen haben. Dies genügt aber offenbar nicht, weil mit der Quellung sich auch die Neigung der Streifen ändert. Es ist nothwendig, noch eine Winkelmessung vorzunehmen. Dann hat man aber wiederum die drei Werthe, durch welche ein Dreieck gegeben ist: zwei Seiten und einen Winkel. Das Verfahren von Höhnel's bietet also nichts Neues.

Mit Rücksicht auf das eben Gesagte ist es daher keineswegs rathsam, die Messungen in zu einander rechtwinkligen Richtungen vorzunehmen; die schiefwinkligen eignen sich meist viel besser dazu. Denn selbst wenn ein längeres Stück eines Spiralstreifens in der angedeuteten Weise, etwa durch Poren, scharf abgegrenzt ist, so dass es leicht gemessen werden kann, so wird eine hierzu rechtwinklige Linie, die man sich natürlich wiederum durch zwei Punkte fixirt zu denken hätte, während der Quellung schiefwinklig, und doch soll nun dieselbe Linie zum zweiten Mal gemessen werden. Man thut also besser, die Forderung der rechtwinkligen Schneidung von vorne herein fallen zu lassen.

Aus dem Vorstehenden erhellt zur Genüge, dass der Schlusssatz in obigem Citat, wonach das Quellungsresultat durch die Quellung in zwei Richtungen vollständig gegeben sein soll, unhaltbar ist. Denn hierzu gehört ausserdem noch die Kenntniss der Neigungswinkel, unter welchen diese Richtungen vor und nach der Quellung eine unveränderliche dritte, z. B. die zur Axe parallele Randlinie schneiden. Es soll mit anderen Worten nicht bloss die Form der Quellungsellipse, sondern auch ihre Orientirung bestimmt werden.

Gestützt auf vorstehende Erwägungen, halte ich die Nägeli-sche Darlegung der besprochenen Vorgänge und insbesondere die citirte Stelle im „Mikroskop", welche von Höhnel beanstandet[1]), heute noch für unanfechtbar. Von diesem Stand-

[1]) Mikroskop, 1. Aufl., S. 429, 2. Aufl., S. 431.

punkte aus werde ich daher die nun folgenden Beobachtungen beurtheilen.

1. Quellung ohne Structuränderung.

Benutzt man als Quellungsmittel Wasser oder stark verdünnte Säuren und Alkalien, so kann die dadurch bewirkte Volumveränderung durch Auswaschen und Austrocknen wieder rückgängig gemacht werden. Man ist in diesem Falle zu der Annahme berechtigt, dass die kleinsten Theilchen der Substanz in ihrer ursprünglichen Anordnung verharren, eine Structuränderung also nicht zu Stande komme. Nur für diese Art von Quellung gilt die von Höhnel'sche Definition[1]), in aller Strenge aber auch hier nur für unendlich dünne Hohlcylinder, nicht für solche von erheblicher Wanddicke. Die Einschränkungen, welche bei diesen letzteren zur Geltung kommen, sollen weiter unten erörtert werden.

Das Verhalten eines unendlich dünnen Hohlcylinders lässt sich nun durch Beobachtung zartwandiger Zellen mit annähernder Genauigkeit feststellen. Es ist verschieden je nach dem inneren Bau. Sind die kleinsten Theilchen, zwischen welche die Imbibitionsflüssigkeit eindringt, in Längs- und Querreihen gestellt, was sich meist durch longitudinale Streifung oder Porenstellung oder aber durch das Verhalten im polarisirten Licht verräth, so ist mit den Quellungscoefficienten in den genannten rechtwinkligen Richtungen der ganze Vorgang bestimmt, da in diesem Falle der rechte Winkel der zu messenden Linien constant bleibt. Der Hohlcylinder wird also einfach um *a* Procent länger und der Umfang um *b* Procent grösser, wobei *a* und *b* beliebige Werthe bezeichnen; alles Übrige bleibt unverändert. So verhalten sich z. B. die Bastzellen mit longitudinalen Poren (Croton appendiculatus, Urtica canadensis u. a.), die längs gestreiften Gliederzellen der Conferven u. s. w. Dabei ist die Quellung in der Querrichtung gewöhnlich stärker als in der Längsrichtung.

Sind dagegen die kleinsten Theilchen, wie sich aus der Streifung oder Porenstellung entnehmen lässt, schraubenlinig

[1]) Bot. Zeitg. 1882, S. 596.

geordnet, so ergiebt die Messung im Allgemeinen nicht bloss eine Verlängerung parallel der Axe und eine davon verschiedene Vergrösserung des Umfanges, sondern auch eine Torsion der hohlcylindrischen Zelle, in Folge welcher die ursprünglichen Längslinien in steile Spiralen übergehen und dem entsprechend auch die Neigung der Streifen oder spaltenförmigen Poren sich ändert.

Dass die Torsion eine geometrische Nothwendigkeit ist, lässt sich mit Hülfe der Fig. 10 leicht veranschaulichen. Es sei *a b d f* die abgerollte Cylinderfläche und *a f* die Richtung der spiraligen Streifen oder spaltenförmigen Poren. Die Länge des Cylinders ist so gewählt, dass sie genau einem Umlauf der Spirale *a f* entspricht. Sei ferner *c* der Mittelpunkt einer Ellipse, deren Halbaxen *c a* und *c b* mit der Horizontalen *a b* ein rechtwinkliges Dreieck bilden.

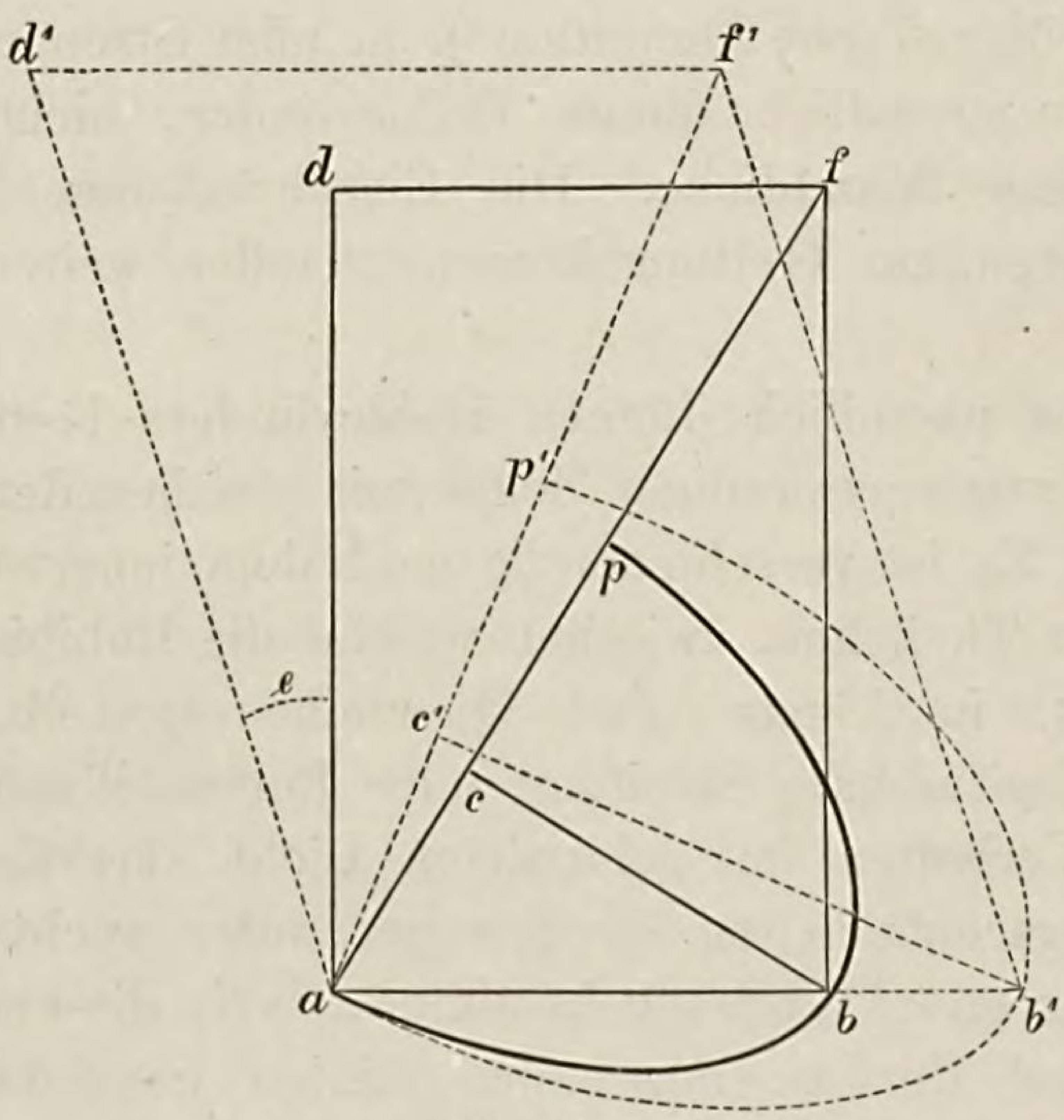


Fig. 10.

Nehmen wir jetzt an, die durch Quellung bewirkte Längenzunahme in der Richtung der Halbaxe *a c* betrage 6 Procent, in der darauf rechtwinkligen *c b* dagegen 50 Procent, so erhalten diese Halbaxen beziehlich die Längen *a c'* und *c' b'*, und da der Punkt *b'* in die Verlängerung von *a b* fallen muss, weil er auf dem Hohlcylinder mit *a* zusammenfällt, so ist damit die Lage des Dreiecks *a c' b'* und also auch die Orientirung der Ellipse im Quellungszustande bestimmt. Die abgerollte Cylinderfläche *a b d f* erhält demgemäss die rhomboidale Form *a b' d' f'* und die Verticalen *a d* und *b f* verwandeln sich in die Schraubenlinien *a d'* und *b' f'*, welche um den Winkel *e* von jenen abweichen.

In Wirklichkeit sind nun freilich die beobachteten Dimensionsänderungen, zumal bei der Quellung in Wasser, zum Theil

sehr gering. Man erhält z. B. für die Längsrichtung nur eine Zunahme von etwa 0,1 bis 0,2 Procent, für die Querrichtung dagegen ein Vielfaches, nämlich 3 bis 5 Procent und bei manchen Bastfasern noch beträchtlich mehr. Das Vorhandensein des Torsionsbestrebens in Folge der Quellung ergiebt sich aus der Thatsache, dass Lamellen von Coniferenholz, auch wenn sie nur aus dünnwandigen Tracheïden bestehen, beim Austrocknen und Wiederbefeuchten deutliche Drehbewegungen zeigen, ebenso dünnwandige Bastzellen mit schiefen Poren. Zuweilen lässt sich die tordirende Wirkung der Quellung auch dadurch constatiren, dass man eine längere Faser als Aufhängefaden eines leichten Querbalkens benutzt und die Bewegungen des letzteren beobachtet.

Mit diesen Angaben stimmen auch die Messungen von Höhnel's[1]) überein; nur muss ich natürlich diejenigen seiner Versuchsobjecte ausschliessen, bei welchen das Austrocknen im gespannten Zustande oder „das scharfe Trocknen" mit einem heissen Draht Structuränderungen verursacht hatte. Ebenso können dickwandige Fasern, sofern sie sich anders verhalten als dünnwandige derselben Art, hier nicht in Frage kommen. Denn der Einfluss grösserer Wanddicke verlangt eine besondere Betrachtung, die im Vorhergehenden nicht enthalten ist.

Ich kann mich freilich in dieser Frage um so kürzer fassen, als dieselbe bereits von A. Zimmermann[2]) behandelt wurde. Derselbe kam zu dem, meines Erachtens richtigen Ergebniss, dass ein Cylinder mit spiraliger Streifung in Folge der radialen Quellung, diese als die stärkste angenommen, sich drehen muss, sobald die Cohäsion seiner Schichten in der Richtung der rechtsläufigen Streifung grösser oder kleiner ist als diejenige in der linksläufigen.

Der Formulirung dieses Satzes liegt die Voraussetzung zu Grunde, dass jede Membranlamelle zwei sich kreuzende Streifensysteme besitze (was ich gegenwärtig als unhaltbar betrachte); allein der wesentliche Inhalt desselben ist durchaus unabhängig von dieser Voraussetzung. Man kann ebenso gut sagen: eine Torsion muss eintreten, wenn die Elasticitätsverhält-

[1]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges., II, S. 41.

[2]) Pringsheim's Jahrb., XII, S. 559.

nisse in der Richtung der Streifen andere sind als in der Richtung senkrecht darauf.

Mit der Kenntniss dieser Beziehungen zwischen radialer Quellung und Torsion ist jedoch das Maass dieser letzteren noch nicht gegeben. Denn einerseits ist die Dehnbarkeit und Zugfestigkeit der Membran nur für die Längsrichtung annähernd bestimmbar, für jede andere Richtung dagegen so gut wie unbekannt; andererseits liegen keine Beobachtungen darüber vor, wie verschieden sich vergleichbare Zellen bezüglich der Torsionsgrösse verhalten, je nachdem ihre Wandungen sehr dünn oder aber stark verdickt sind.

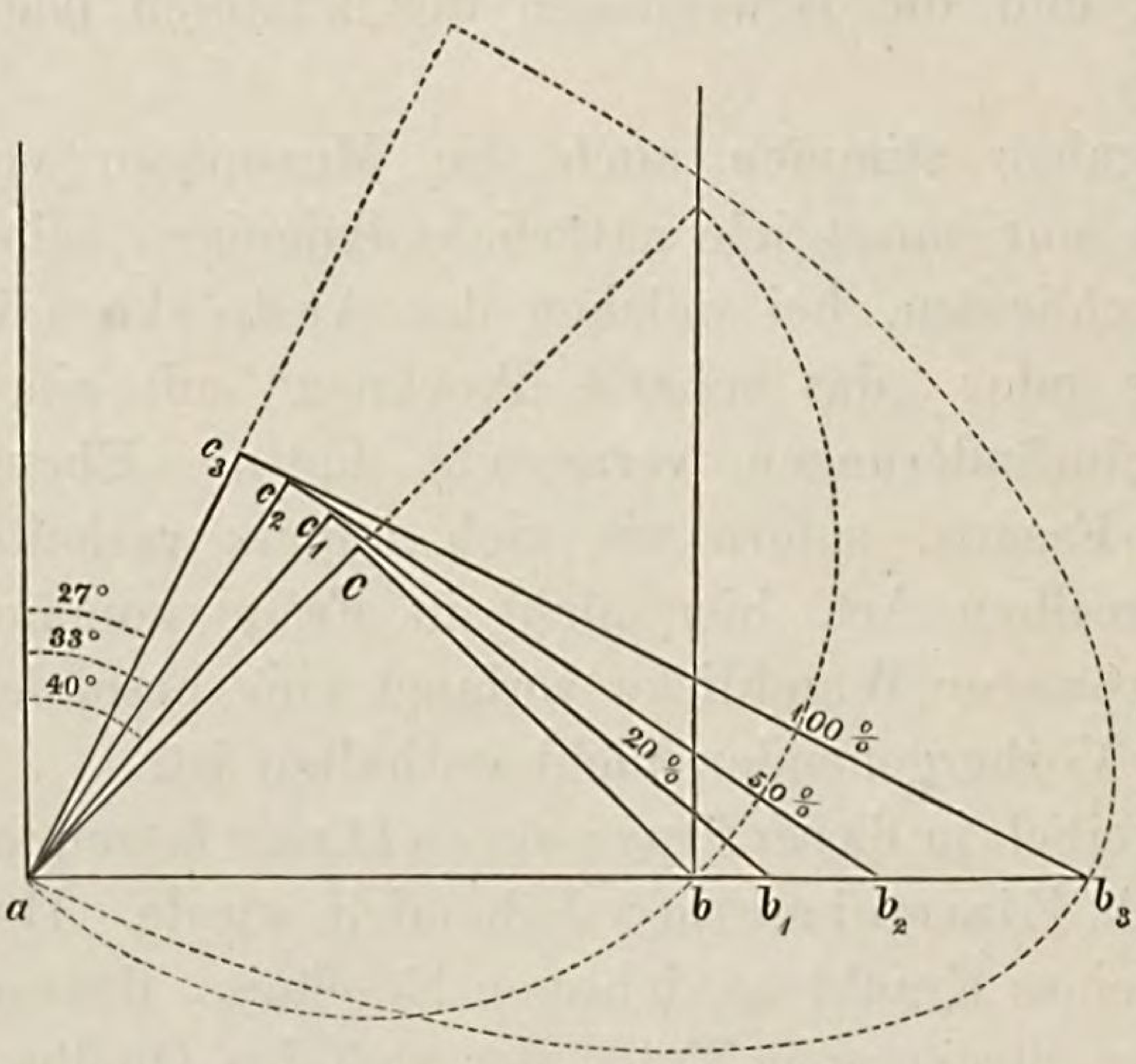


Fig. 11.

Aber ungeachtet dieses Mangels kann aus den bekannten Thatsachen, combinirt mit der graphischen Construction auf der abgerollten Cylinderfläche, wenigstens so viel mit Sicherheit gefolgert werden, dass die radiale Quellung der verdickten Zellwand eine viel stärkere Torsion der äusseren Schichten herbeiführt, als sie bei verschwindend geringer Wanddicke überhaupt möglich ist. Nehmen wir z. B. an, die Streifen eines unendlich dünnen Hohlcylinders seien 45° gegen die Längsaxe geneigt und ihre Verlängerung bei der Quellung betrage 1 Procent, während in der Richtung senkrecht zur Streifung eine Zunahme von 10, 20, 50, 100 Procent stattfinde, so wird dadurch die Neigung der Streifen zur Axe, wie die Construction Fig. 11 zeigt, beziehlich auf 42°, 40°, $33\frac{1}{2}$°, $26\frac{1}{2}$° verkleinert. Die zu beobachtende Drehung beträgt also selbst im extremsten Falle noch nicht ganz 20°. Dagegen beobachtet man an dickwandigen Zellen, welche unter Structuränderung in starken

Säuren oder Alkalien aufquellen und dabei ihren Umfang um 20 bis 30 Procent vergrössern, häufig eine Neigungsänderung von 40° und darüber, wobei die Spiralstreifen sich nahezu longitudinal stellen.

Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, dass in diesem Falle die radiale Quellung das Maass der Torsion, welches den peripherischen Membranlamellen für sich allein zukäme, sehr beträchtlich zu steigern vermag. Was aber für die starke Quellung gilt, muss auch für die hier zu besprechende schwache zutreffen, sofern nur der Quellungscoefficient für die radiale Richtung am grössten ist, wie oben vorausgesetzt wurde.

Aus der hierdurch nachgewiesenen Steigerung der Torsion durch radiale Quellung ergiebt sich jetzt auch umgekehrt, dass der Dehnungswiderstand der quellenden Membran in der zur Streifung oder Porenstellung rechtwinkligen Richtung kleiner ist als in der Längsrichtung der Streifen, und wahrscheinlich gilt dasselbe auch von der Festigkeit. Die von A. Zimmermann aufgestellte Bedingung der Torsion ist also im Allgemeinen bei dickwandigen Zellen mit spiraliger Anordnung der kleinsten Theilchen verwirklicht. Und zwar drehen sich die Zellen mit linksläufigen Spiralen in Folge der Quellung nach rechts, solche mit rechtsläufigen nach links. Eine Verkürzung findet hierbei in den mir bekannten Fällen nicht statt, so lange keine Structuränderung eintritt, dessenungeachtet möchte ich die Möglichkeit derselben bei grösserer Wanddicke nicht bestreiten[1]).

Auch dieses Ergebniss steht mit der Ansicht von Höhnel's über die besprochene Frage im Widerspruch. Derselbe sagt nämlich[2]), indem er vom quellenden Cylinder spricht: „Eine auf der Oberfläche des Cylinders befindliche Spirale muss sich verlängern, wenn der Cylinder dicker wird. Kann sie sich aber nicht verlängern, so muss der ganze Cylinder kürzer werden". Das ist offenbar unrichtig, es gehört hierzu die Ergänzung: oder der Cylinder wird verdreht. Das Letztere findet in der

[1]) Ich glaubte namentlich an den älteren Bastzellen von *Nerium*, sowie überhaupt bei den Apocyneen und Asclepiadeen, gelegentlich Verkürzungen erwarten zu dürfen; allein gerade die günstigsten Objecte gestatteten nicht, Fasern von genügender Länge zu isoliren.

[2]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges., II, S. 47.

Regel thatsächlich statt, weil die Torsion eine geringere Arbeit erfordert als die Compression.

Die weitere Angabe von Höhnel's[1]), dass manche Fasern (Leinenfasern, Chinagras) das Maximum der Verlängerung schon beim Anhauchen erreichen und sich bei voller Sättigung mit Wasser wieder verkürzen, möchte ich auf Fehlerquellen zurückführen, welche durch die Behandlung beim Isoliren und Trocknen geschaffen wurden. An selbst abgelösten Fasern habe ich dergleichen niemals beobachtet.

2. Quellung mit Structuränderung.

Lässt man Stücke von Bast- und Libriformzellen u. dergl. in concentrirter Schwefelsäure oder in starker Kalilauge quellen, so beobachtet man stets eine erhebliche Verkürzung in der Längsrichtung und gleichzeitig eine Vergrösserung des Umfanges und der Wanddicke. Diese Veränderungen können durch Auswaschen mit Wasser nicht mehr rückgängig gemacht werden; die Membran bleibt gequollen. Die kleinsten Theilchen sind folglich unter dem Einfluss der genannten Reagentien in einen neuen Gleichgewichtszustand getreten, der sich trotz der Verkürzung durch grösseres Volumen von dem ursprünglichen unterscheidet. Es hat also Quellung mit Structuränderung stattgefunden.

Zur Veranschaulichung dieser Art von Quellungserscheinungen sind nachstehend einige Messungen aufgeführt, welche die vorkommenden Veränderungen zu construiren gestatten. Bezüglich der bei *Nerium* und *Vinca* beobachteten Torsionen bemerke ich noch, dass die äusserste Membranlamelle gewöhnlich Rechtsstreifung, die nächstfolgende Linksstreifung zeigt, wodurch natürlich die freie Äusserung der entgegengesetzten Torsionsbestrebungen abgeschnitten ist.

Nerium Oleander.

Stück einer Bastzelle.	In Wasser	In Kali
Länge	152 Mik.	120 Mik.
Durchmesser	42 „	48 „
Neigung der Rechtsstreifung zur Axe	22°	25°
Neigung der Linksstreifung zur Axe	21°	20°

[1]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges., II, S. 45.

Vinca minor.

A. Stück einer Bastzelle mit Spiralstreifung.

	In Wasser	In Schwefelsäure
Länge	124 Mik.	96 Mik.
Neigung der Linksstreifung zur Axe	15°	20—25°

B. Stück einer Bastzelle mit Querstreifung.

	In Wasser	In Kali
Länge	168 Mik.	136 Mik.
Durchmesser	16 „	24 „
Streifen	quer	quer

Croton appendiculatus.

Stück einer Bastzelle.

	In Wasser	In Kali
Länge	260 Mik.	240 Mik.
Neigung der spaltenförmigen Poren zur Axe	0°	0°

Taxodium distichum.

Stück einer Stammholzzelle.

	In Wasser	In Kali
Länge	284 Mik.	256 Mik.
Neigung der Streifung zur Axe	26°	15°

Ruscus Hypophyllum.

Stück einer Skeletzelle.

	In Wasser	In Natron
Länge	128 Mik.	102 Mik.
Breite	20 „	24 „
Wanddicke	6 „	12 „
Neigung der Poren zur Axe .	30°	5°

Tilia parvifolia.

Stück einer Bastzelle.

	In Wasser	In Natron
Länge	52 Mik.	44 Mik.
Durchmesser	20 „	32 „
Neigung der Poren zur Axe .	0°	0°

Urtica canadensis.

Strang aus mehreren Bastzellen.

	In Wasser	In Natron (20%)
Länge	240 mm	211 mm
Neigung der Poren zur Axe .	0°	0°

Aus dieser Zusammenstellung geht unzweifelhaft hervor, dass die Reihen kleinster Theilchen, welche in der Richtung der spaltenförmigen Poren oder der sichtbaren Streifung verlaufen, und somit auch die Streifen selbst in Folge der Quellung kürzer werden. Wo die Verkürzung nicht schon durch die Ziffern unmittelbar gegeben ist, wie bei den Bastzellen mit Querstreifen oder longitudinalen Poren (*Vinca*, *Tilia*, *Urtica canadensis*, *Croton*), lässt sich dieselbe durch Auftragen der Längenmaasse und Winkelgrössen auf der eben gelegten Cylinderfläche leicht ermitteln.

Es ist ferner ganz sicher, dass die beobachtete Verkürzung nicht etwa bloss durch grössere Wanddicke und vorwiegend radiale Quellung bedingt ist, sondern auch an zartwandigen Zellen mit relativ grossem Lumen zur Geltung kommt. In diesem Punkte stimmen also meine Beobachtungen mit denjenigen von Höhnel's überein.

Auf die Torsionsgrösse wirken unter solchen Umständen verschiedene Factoren ein. Die Verkürzung in der Längsrichtung muss natürlich für sich allein ein Niederdrücken der Spiralwindungen, die stärkere Quellung in der zur Streifung oder Porenstellung rechtwinkligen Richtung dagegen ein Steilerwerden der Windungen bedingen. Gewöhnlich überwiegt der letztere Einfluss, zumal in Verbindung mit der radialen Quellung, durch welche die Torsion der peripherischen Lamellen meist sehr beträchtlich gesteigert wird. Wie bereits oben erwähnt, stellen sich in diesem Falle die linksschiefen Poren der Skeletzellen nicht selten nahezu longitudinal.

Wie Nägeli zur entgegengesetzten Ansicht gelangte, wonach die Spiralwindungen bei starker Quellung niedergedrückt werden sollen, ist mir aus seinen Mittheilungen nicht ganz klar geworden. Aber offenbar stützt sich diese Ansicht weniger auf directe Beobachtungen, als auf Erwägungen theoretischer Natur. Und in der That liegt die Vorstellung nahe, dass die äusseren Membranlamellen durch die Quellung der inneren in tangentialer Richtung stark gedehnt und deshalb in longitudinaler verschmälert werden. Ein Kautschukband, das man bis zur Verdoppelung der ursprünglichen Länge streckt, wird dabei ja ebenfalls sehr erheblich schmäler. Schief gestellte Streifen werden also hier wie dort, allseitig gleiche Dehnbarkeit vorausgesetzt, ihre Neigung

zur Richtung des Zuges verkleinern, d. h. die Spiralwindungen werden niedergedrückt.

Es wurde jedoch bereits gezeigt, dass die beobachteten Veränderungen mit diesem Gedankengange nicht übereinstimmen. Die peripherischen Schichten bleiben verkürzt, auch wenn sie von den inneren sich abgelöst haben; die Verkürzung kann somit unmöglich Folge der Zugspannung sein. Überdies ist die Aufrichtung der Spiralwindungen in den oben erwähnten Fällen eine wohl constatirte Thatsache, welche durch Betrachtungen allgemeiner Art nicht widerlegt werden kann. Ebensowenig können hier Beobachtungen an den Bastzellen der Chinarinden oder der Apocyneen und Asclepiadeen den Ausschlag geben, weil bei diesen die verschiedenen Membranlamellen entgegengesetzte Streifung besitzen und sich daher bezüglich ihres Torsionsbestrebens antagonistisch verhalten. Die Torsion selbst erreicht unter solchen Umständen nur einen sehr geringen Betrag oder fehlt sogar vollständig, und da die Verkürzung in der Längsrichtung sich doch vollzieht, so kommt hier allerdings ein Niederdrücken der Spiralwindungen als nothwendige Folge der Verkürzung häufig genug vor.

In Fig. 12 ist beispielsweise das Verhalten der Bastzellen von *Nerium* nach directen Messungen graphisch dargestellt: *A* ist die abgerollte Oberfläche eines kurzen cylindrischen Stückes in Wasser (bei 120maliger Vergrösserung), *B* dieselbe in Kali. Die Rechtsstreifung der äusseren Membranlamelle verläuft in den Richtungen *b p* und *b' p'* und bildet in Wasser einen Winkel von 20°, in Kali einen solchen von 27° zur Längsrichtung. Diese Winkelvergrösserung wird in diesem Falle einzig und allein durch die bei der Quellung eintretende Verkürzung, nicht etwa durch eine entsprechende Rechtsdrehung herbeigeführt. Der Cylinder dreht sich im Gegentheil ein wenig nach links, da die Spiralstreifen in *A* ziemlich genau 0,8, in *B* dagegen nur 0,75 eines Windungsumlaufes beschreiben. Construirt man diesen Unterschied in das Rechteck *A* hinein, so ergiebt

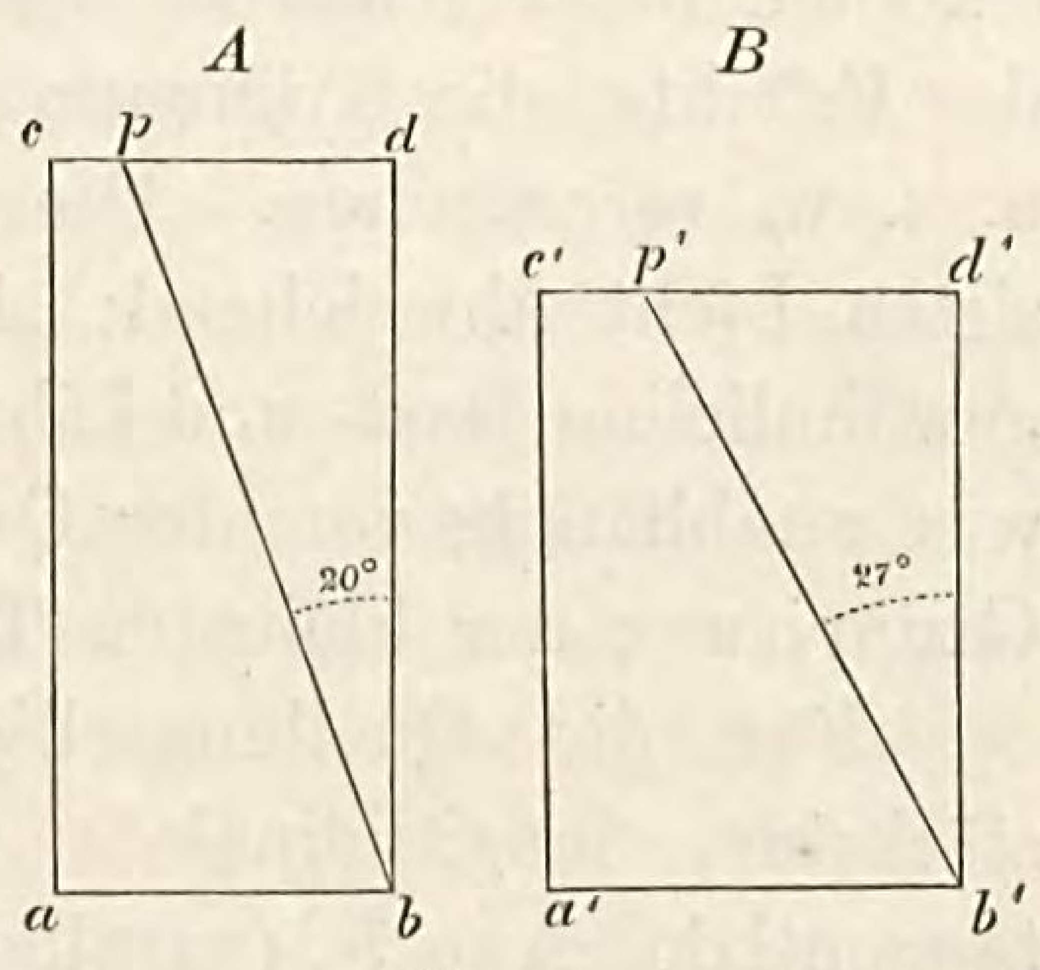


Fig. 12.

sich hieraus eine Verkleinerung des Neigungswinkels von 20° auf 19°, also eine wirkliche, wenn auch geringe Torsion nach links.

Bezieht man die beobachteten Quellungen auf die drei Axen *a*, *b*, *c* eines Ellipsoids und drückt die Verlängerungen oder Verkürzungen in Procenten der ursprünglichen Längen aus, so erhält man beispielsweise für die gleichartig gebauten Raumelemente (Lamellen, Schichtencomplexe) folgende Verhältnisse.

1. Statisch-mechanische Zellen. Die radiale Axe *a* zeigt immer die stärkste Verlängerung, bis zu 100 Procent und darüber. Die erste tangentiale Axe *b*, parallel zur Streifung oder linksschiefen Porenstellung orientirt, erleidet eine erhebliche Verkürzung, beispielsweise um 10 bis 15 Procent. Hieran wird durch die ungleiche Neigung der spaltenförmigen Poren oder der schraubenlinigen Streifen zur Axe (0° bis 45°) nichts geändert. Die zweite tangentiale Axe *c*, rechtwinklig zur Streifung oder Porenstellung orientirt, zeigt wiederum eine beträchtliche Verlängerung, beispielsweise um 10 bis 30 Procent. Verkürzt wird also die Axe *b*, verlängert die Axen *a* und *c*.

2. Dynamische Zellen. So bezeichne ich mit Steinbrinck und Eichholz jene bastartigen Stereïden mit quergestellten spaltenförmigen Poren, welche durch ihre starke Contraction beim Austrocknen (6 bis 8 Procent) das Aufspringen der Früchte, die Krümmung von Inflorescenzaxen, Fruchtklappen u. s. w. verursachen. Dieselben verhalten sich auch im polarisirten Licht abweichend; sie geben Subtractionsfarben, wo die gewöhnlichen Bast- und Libriformzellen Additionsfarben erzeugen, was unabhängig von der Quellung ebenfalls auf eine eigenartige Gruppirung der kleinsten Theilchen hinweist.

Für die Quellungsellipse hat man: radiale Axe *a* mit stärkster, longitudinale *c* mit geringerer Verlängerung; quertangentiale Axe *b* (parallel der Porenstellung) mit deutlicher Verkürzung. — Ebenso verhalten sich die Tüpfelgefässe mit quer-spaltenförmigen Poren.

Will man die unter 1. und 2. aufgeführten Zellformen in eine Gruppe zusammenfassen, so kann dieselbe durch Verkürzung der Axe *b*, welche parallel zur Porenstellung gerichtet ist, und durch Verlängerung der beiden anderen Axen charak-

terisirt werden. Die Neigung der tangentialen Axe *b* zur Längsrichtung variirt alsdann zwischen 0 und 90°.

3. Korkzellen mit Cellulose-Verdickungen. Von solchen Zellen habe ich nur den dickwandigen Birkenkork auf sein Verhalten in concentrirter Schwefelsäure geprüft. Hier verlängern sich die tangentialen Axen *b* und *c*, von denen die eine der Peripherie, die andere der Längsrichtung des Stammes parallel geht, beide um 40 bis 50 Procent; die radiale Axe *a* dagegen scheint sich eher zu verkürzen als zu verlängern. Da jedoch die Wanddicke der untersuchten Zellen nur etwa 4 Mik. betrug, so war es mir nicht möglich, diese radiale Verkürzung mit Sicherheit festzustellen. Zweifellos ist, dass im dickwandigen Birkenkork jede mit der entsprechenden Tangentialebene des Stammes parallele Linie durch concentrirte Schwefelsäure verlängert wird.

4. Stamm von *Caulerpa prolifera*. Die Wanddicke nimmt in concentrirter Natronlösung etwas zu (10 bis 15 Procent); dagegen findet sowohl in longitudinaler, wie in quer-tangentialer Richtung Verkürzung statt (5 bis 10 Procent). Hier liegt also der sonst nirgends beobachtete Fall vor, dass zwei Axen des Ellipsoids (*b* und *c*) kürzer werden und nur eine (*a*) an Länge zunimmt.

Die Verkürzungen, welche in Folge der Quellung eintreten, sobald das angewandte Reagens Structuränderungen bewirkt, beschränken sich also (wenn wir von *Caulerpa* absehen) immer nur auf eine der drei Axen des Quellungsellipsoids. Aus dem Verhalten der gewöhnlichen Stereïden, wo diese Axe der Längsrichtung oder aber einer linkswendigen Spirale entspricht, ergiebt sich ferner, dass die Verkürzung nicht in allen Punkten gleichzeitig eintritt. Lässt man nämlich eine 1 bis 2procentige Natronlösung auf solche Zellen einwirken, so bewirkt dieselbe bald eine kleine Verlängerung, bald eine Verkürzung, bald aber auch gar keine Veränderung. Für dieses letztere Verhalten wüsste ich nun, zumal bei longitudinaler Porenstellung (Bastzelle von *Urtica canadensis*), keine andere Erklärung, als dass die Verkürzungen bedingende Structuränderung an einzelnen Punkten bereits stattgefunden, während an anderen noch Verlängerung ohne Structuränderung eingetreten, und dass die beiden

entgegengesetzten Wirkungen sich das Gleichgewicht halten. Von dieser Annahme ausgehend, bedarf der Fall, dass die Verkürzung etwas überwiegt, keiner besonderen Erklärung.

II.

Beziehungen zwischen Quellung und Doppelbrechung.

Über den Zusammenhang zwischen Polarisations- und Quellungserscheinungen giebt, soviel mir bekannt, N. J. C. Müller[1]) in seinen „botanischen Untersuchungen" die erste, wenn auch unbestimmte Andeutung, indem er betont, „dass diese (d. h. die an Caulerpa beobachteten) Intensitäten der Quellung und die Elasticitätsgrössen, welche der Anisotropie zu Grunde liegen, Folgen einer gemeinsamen Ursache sind; dass die Lage des Fresnel'schen Ellipsoids bei verschiedenen Zellen verschieden sein muss, je nach der Evolution und je nach dem Druck, welcher von den wachsenden Zellen überwunden werden musste".

Ganz bestimmt formulirt dagegen der nämliche Autor die fraglichen Beziehungen in seinem fünf Jahre später erschienenen Handbuch der Botanik[2]). Nachdem er die Veränderungen besprochen, welche Druck- und Zugkräfte in isotropen Substanzen herbeiführen, stellt er den Satz auf: „Die Axen dieser (d. h. der durch Compression bewirkten Dichtigkeit) haben den reciproken Werth der Elasticitätsaxen". Und in ähnlichem Sinne äussert er sich auch in seiner neuerdings erschienenen Abhandlung[3]) über „Polarisationserscheinungen und Molecularstructur", indem er sagt: „Die Quellungsaxen stehen in gesetzmässiger Beziehung zu dem Ellipsoid der optischen Elasticität". Freilich ist diese Gesetzmässigkeit hier wiederum — wie schon in der ersten Mittheilung — nicht näher formulirt.

Einen analogen Zusammenhang nimmt auch von Höhnel in der citirten Mittheilung (1882) an, indem er die genannten Erscheinungen auf die schon Eingangs erwähnten „molecularen Spannungen" zurückzuführen sucht. Diesem Versuche liegt

[1]) Botanische Unters. IV, S. 142 (1875).

[2]) Handbuch d. Bot., I, S. 165 (1880).

[3]) Pringsheim's Jahrb., XVII, S. 44 (1886).

immerhin, wie man auch sonst über diese angeblichen Spannungen denken mag, die Vorstellung zu Grunde, dass die Erscheinungen der Quellung und der Doppelbrechung durch einen bestimmten Zustand der Substanz bedingt seien und dass Änderungen dieses Zustandes in analoger Weise nach beiden Seiten hin Einfluss üben.

Bald darauf wurde die Frage von A. Zimmermann[1]) einer experimentellen Prüfung unterzogen, die sich aber meist nur auf die longitudinale Quellung in Wasser und auf ihre Beziehung zur optischen Reaction der Flächenansicht bezog; das Verhältniss der drei Quellungsaxen unter sich blieb ausser Betracht. Die Ergebnisse dieser Prüfung sind der Hauptsache nach in dem Satze enthalten: „dass alle nicht cuticularisirten Zellmembranen eine solche optische Reaction geben, wie wenn sie in der Richtung der stärksten Quellungsfähigkeit, die natürlich auch mit der Richtung der stärksten Schrumpfung beim Austrocknen zusammenfällt, comprimirt wären.“ Damit sollte indessen nicht gesagt werden, dass das optische Verhalten durch eine wirkliche Compression bedingt sei.

Ich kann diese Angaben Zimmermann's nur bestätigen und, indem ich dieselben vervollständige, mit Rücksicht auf die drei Dimensionen des Raumes die folgende Regel aufstellen, allerdings eine Regel mit Ausnahmen. Bestimmt man in gewohnter Weise die drei Axen des optischen Elasticitätsellipsoids[2]), so findet in der Richtung der kleinsten Axe die stärkste, in der Richtung der grössten Axe die geringste Quellung und bei Structuränderung Verkürzung statt, indess die mittlere Axe auch einem mittleren Quellungswerth entspricht.

Als specielle Belege für dieses Verhalten führe ich nachstehende Beispiele an.

1. Gewöhnliche Bastzellen mit longitudinalen Poren. Kleinste optische Axe radial, mittlere quer-tangential, grösste longitudinal. Quellung in der Richtung des Radius am stärksten, in der Längsrichtung am geringsten oder bei Structuränderungen

[1]) Ber. d. Deutschen Bot. Ges., I, S. 533.

[2]) Vgl. Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, S. 313 ff.

negativ (Verkürzung). — Soweit bekannt, verhalten sich die Bastzellen mit schiefen Poren mutatis mutandis ebenso.

2. Specifisch-dynamische Zellen (mit quer gestellten spaltenförmigen Poren). Kleinste optische Axe radial, mittlere longitudinal, grösste quer-tangential. Quellung in radialer Richtung sehr stark, in longitudinaler erheblich (in Wasser gewöhnlich etwa 6 bis 10 Procent, in Natron z. B. 20 Procent), in der quer-tangentialen Richtung am schwächsten und bei Structuränderungen negativ (Verkleinerung des Umfanges, z. B. um 8 Procent). — Diese Angaben nach Beobachtungen am Fruchtschnabel von *Geranium*, an den Schuppen der Coniferenzapfen und an den Döldchenstielen von *Tordylium*, *Caucalis* und *Scandix*. — Verhältniss der radialen zur longitudinalen Elasticitätsaxe (Profilansicht) in manchen Fällen (Fruchtschuppen von *Pinus*) zweifelhaft oder schwankend; offenbar sind diese beiden Axen nur wenig verschieden, indess die tangentiale stets unzweifelhaft die grösste ist.

Um Missverständnisse zu verhüten, füge ich dieser kurzen Charakteristik noch einiges Nähere über die Einzelbeobachtungen bei. Die der Längsrichtung entsprechende Axe des Elasticitätsellipsoids erwies sich bei *Caucalis orientalis* fast durchgehends, bei *Scandix Pecten Veneris* und *Tordylium Apulum* in der Mehrzahl der Fälle länger als die radial gestellte Axe. Ähnlich bei *Geranium sanguineum*, wo jedoch die optische Reaction der Profilansicht eine äusserst schwache war. Dagegen gaben die Fruchtschuppen von *Pinus* und *Picea* meist widersprechende oder unsichere Resultate. Bei *Pinus sylvestris* zeigte der mediane Längsschnitt durch die stark verdickte Wand an einzelnen Stellen Additions-, an anderen Subtractionsfarben, während bei *Pinus Laricio* und *Picea excelsa* in der Profilansicht die radiale Axe durchgehends die längere zu sein schien. Berücksichtigt man aber in diesem letzteren Falle die Stärke der Wandverdickung und die Kleinheit des Lumens, welches stets nur in der Subtractionsfarbe der Flächenansicht zu sehen war, so erscheint die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die optische Wirkung der Fläche in diejenige der Profilansicht hinüberspielte und somit deren Farbe beeinflusste, ja vielleicht in ihr Gegentheil umkehrte.

Die Quellung betreffend, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass sie stets in radialer Richtung am stärksten ist; dies wurde sowohl bei den Coniferenschuppen als bei den oben genannten Umbelliferen sicher beobachtet. Auch die Verkleinerung des Umfanges bei Anwendung starker Quellungsmittel, also die Contraction in der Querrichtung, ist zweifellos festgestellt. Eine volle Übereinstimmung mit der oben aufgestellten Regel, das reciproke Verhältniss zwischen optischen und Quellungsaxen betreffend, besteht aber dessenungeachtet nicht, da auch diejenigen Zellen oder Wandpartien, welche im Profil neutrale oder entgegengesetzte Interferenzfarben erzeugen, doch stets in radialer Richtung am stärksten quellen.

2a. Netz- und Treppengefässe, theilweise auch Parenchymzellen mit quer ovalen Poren, verhalten sich im Wesentlichen ebenso: kleinste optische Axe radial, grösste quer-tangential. Starke Quellungsmittel bewirken eine Verkürzung in quer-tangentialer Richtung.

3. Dynamische Haare und Pappusfiedern. Das Verhalten derselben ist bereits von A. Zimmermann in der Hauptsache richtig dargestellt worden. Man hat für die dynamische, d. h. für die beim Austrocknen sich stark contrahirende Seite der Haare zum Theil folgendes Verhältniss: kleinste optische Axe radial, grösste quer-tangential, also dieselbe Stellung des Ellipsoids, wie bei den genauer bekannten specifisch dynamischen Zellen der Gewebe. So z. B. bei den Samenhaaren von *Asclepias nigra*. Aber auch hier ist der Unterschied zwischen radialer und longitudinaler Axe sehr gering und zuweilen Null; es kann daher nicht überraschen, wenn andere Samenhaare, wie z. B. diejenigen von *Epilobium parviflorum*, ebenso die Pappusfiedern von *Cirsium oleraceum*, das umgekehrte Verhältniss zeigen.

Die Quellungsverhältnisse sind nicht genau zu ermitteln. Erwähnenswerth ist, dass eine innere Membranlamelle — aber nur auf der dynamischen Seite — in Natron oder Schwefelsäure ausserordentlich stark aufquillt und häufig das ganze Lumen erfüllt. Will man dies als maassgebend betrachten, so ist natürlich die radiale Quellung die stärkste.

Die andere, weniger contractionsfähige Seite der Haare verhält sich wie gewöhnliche Zellmembranen.

22*

4. *Caulerpa*-Stammzelle. Man hat bekanntlich in Bezug auf das Verhalten unter dem Polarisationsmikroskop: Grösste Axe des Elasticitätsellipsoids radial; Verhältniss der beiden anderen Axen schwankend. Quellung am stärksten in radialer Richtung; in quer-tangentialer und ebenso in longitudinaler Richtung geringer und bei Anwendung von Natronlauge oder Schwefelsäure öfter negativ, d. h. mit Verkürzung verbunden. Die Beziehung zwischen optischen und Quellungsaxen betreffend, bildet *Caulerpa* eine bemerkenswerthe Ausnahme von der oben aufgestellten Regel.

5. Dickwandige Zellen des Birkenkorkes. Kleinste optische Axe quer-tangential, mittlere longitudinal, d. h. der Längsrichtung der gestreckten Zellen entsprechend, grösste radial. Quellung in radialer Richtung sehr gering, in Schwefelsäure zuweilen eher negativ, in den beiden anderen Richtungen dagegen erheblich, in Schwefelsäure 40 bis 50 Procent; die radiale Quellungsaxe ist jedenfalls die kleinste.

Das reciproke Verhältniss zwischen den optischen und den Quellungsaxen besteht hiernach für die unter 1. und 2a. erwähnten Zellformen ausnahmslos, für die unter 2. genannten dagegen nur zum Theil. Von den übrigen sind 3. und 5. — dynamische Haare und Birkenkork — nicht so genau bekannt, wie es wünschenswerth wäre, und die unter 4. aufgeführte *Caulerpa* bildet eine sichere Ausnahme.

Bezeichnet man die radiale optische Elasticitätsaxe mit r, die tangentiale mit t und die longitudinale mit l, so ergeben sich nach dem bekannten Permutationsverfahren sechs verschiedene Stellungen, nämlich:

Verhältniss der Elasticitätsaxen	Beispiele
$r < t < l$	Bastzellen
$r < l < t$	Treppengefässe, dynamische Zellen
$t < r < l$	(nicht beobachtet)
$t < l < r$	Birkenkork
$l < t < r$	*Caulerpa*
$l < r < t$	(nicht beobachtet).

Von diesen sind bis dahin *t r l* und *l r t* noch nicht beobachtet.

Für die zugehörigen Quellungsaxen, soweit dieselben im Reciprocitätsverhältniss zu den Elasticitätsaxen stehen, hat man bloss nöthig, das Zeichen $<$ in $>$ zu verwandeln, um die entsprechende Combination zu erhalten.

Die Abweichungen, welche die Ausnahmen von der Regel darbieten, scheinen mir auf Grund der vorliegenden Thatsachen eine allgemeine Formulirung nicht zu gestatten.

III.

Die angeblichen molecularen Spannungen in der Zellmembran.

Soll über die Frage, ob in einem bestimmten Object moleculare Spannungen vorhanden seien, eine Verständigung erzielt werden, so ist vor Allem nöthig, dass man über den **Begriff** der Spannung, bez. über die von den verschiedenen Autoren gewählte Begriffsabgrenzung im Klaren sei. Offenbar wird dieses Wort nicht selten in verschiedenem Sinne gebraucht und es ist zuweilen recht schwierig, aus dem Zusammenhange herauszulesen, was denn der Autor mit dem Ausdruck „Spannung" bezeichnet habe. Nur in Fragen, welche sich auf Gewebe- und Turgorspannung beziehen, hat sich allmählich eine correcte und allseitig anerkannte Begriffsfassung Bahn gebrochen. Man sagt von einem Gewebestreifen, er befinde sich in Zugspannung, wenn er durch benachbarte Gewebe in ähnlicher Weise in Anspruch genommen wird, wie durch angehängte Gewichte. Ein solcher Streifen erfährt bekanntlich eine dem Zuge ungefähr proportionale Verlängerung und verkürzt sich wieder, sobald die Zugkräfte ausser Wirkung treten, bis zu dem Maasse, welches seinem Gleichgewichtszustande entspricht. Dasselbe gilt natürlich auch für eine gespannte Zellmembran und für jede einzelne Membranlamelle. Und wie mit dem Aufhören der Zugspannung die dadurch bedingte Veränderung Null wird, so verschwindet gleichzeitig auch jede Eigenschaft, die nur eine Folge des Zuges ist. Wo also die Doppelbrechung durch Spannung in dem soeben bezeichneten Sinne bewirkt wird, kann sie unmöglich noch fortdauern, wenn im gegebenen Object ein gespannter Zustand

gar nicht mehr denkbar ist. Dieser Fall soll an einigen Beispielen noch näher erläutert werden.

Fragen wir zunächst, wie ein isolirtes Stück einer Bastfaser unter dem Polarisationsmikroskop reagiren muss, wenn seine optischen Eigenschaften auf Spannung beruhen. Es ist klar, dass in diesem Falle die einen Schichten negativ, die anderen positiv gespannt sein müssen und dass die entgegengesetzt wirkenden Kräfte einander das Gleichgewicht halten; denn eine Spannung ohne gleichwerthige Gegenspannung ist in einem isolirten System undenkbar. Sind nun die in Rede stehenden Schichten von messbarer Dicke, so dass ihre optische Reaction für unser Auge wahrnehmbar wird, dann müssen die einen in der Diagonalstellung, mit einem Gypsblättchen Roth I combinirt, Additionsfarben, die entgegengesetzt gespannten dagegen Subtractionsfarben erzeugen; erstere würden beispielsweise blau, letztere gelb erscheinen. Diesen Farbenunterschied beobachten wir thatsächlich an Glasfäden oder beliebigen Glasgebilden, welche durch rasche Abkühlung in Spannung versetzt wurden.

Sind dagegen die Membranschichten, welchen man entgegengesetzte Spannung zuschreibt, unsichtbar dünn und abwechselnd gezogen und gedrückt, so heben sich die Additions- und Subtractionsfarben für unsere Wahrnehmung wechselseitig auf; die Membran verhält sich demnach wie eine isotrope Substanz.

Diese Schlussfolgerungen sind auch umgekehrt richtig. Wenn die Membran einer isolirten Bastfaser in ihrer ganzen Dicke dieselbe Interferenzfarbe erzeugt, z. B. Blau II mit Gypsblättchen Roth I, so kann diese Farbe unmöglich durch entsprechende Spannungen bedingt sein, da ja eine äquivalente Gegenspannung gar nicht vorhanden ist. Die Annahme einer vorwiegenden oder allein bestehenden Druck- oder Zugspannung wäre in diesem Falle ebenso widersinnig, wie etwa die Vorstellung, dass eine frei in der Luft schwebende Schraubenfeder gespannt sein könne. Es bleibt also nur übrig, die beobachtete Doppelbrechung auf ähnliche Umstände zurückzuführen, wie bei den anisotropen Krystallen, nämlich auf Ungleichheiten in der Anordnung kleinster Theilchen nach den verschiedenen Richtungen. Ob übrigens diese Theilchen in der Bastfaser sich zu Micellen verbinden, oder ein feinmaschiges Netzwerk bilden u. s. w., kann vorläufig ausser Betracht bleiben; es genügt zu wissen, dass

sie z. B. in der Richtung der spaltenförmigen Poren irgendwie anders gruppirt sind, als in der hierzu rechtwinkligen.

Dass durchsichtige isotrope Substanzen sofort Doppelbrechung zeigen, sobald man die genannte Ungleichheit in der Anordnung der Theilchen künstlich herbeiführt, ist eine längst bekannte Thatsache. Ausgezogene Glas- und Schellackfäden, Gelatinestreifen und weiche Membranen, die man im gespannten Zustande eintrocknen liess, liefern hierfür sehr instructive Belege. Alle diese Objecte sind, isolirt betrachtet, vollkommen spannungslos; sie geben in ihrer ganzen Dicke Interferenzfarben von gleichem Charakter, also je nach der Lage nur Addition oder nur Subtraction. Der angewandte mechanische Zug hat jedoch zur Folge gehabt, dass die kleinsten Theilchen derselben sich mehr oder weniger in Längsreihen gruppiren und diese Gruppirung ist sodann beim Erstarren oder Eintrocknen bleibend geworden — daher die Doppelbrechung. Das nämliche Verhalten würden ohne Zweifel auch die Metalldrähte, die geschmiedeten Stangen u. s. w. zeigen, wenn es nur gelänge, dieselben durchsichtig zu machen.

Nach dieser vorläufigen Orientirung komme ich auf die „molecularen Spannungen“ von Höhnel's zurück. In welchem Sinne gebraucht der Autor diesen Ausdruck? Er sagt a. a. O. S. 598: „In jeder gestreckten Zellwand findet eine starke longitudinale moleculare Zugspannung statt. Die Molecüle sind in der longitudinalen Richtung mehrmals weiter von einander entfernt, als sie sein würden, wenn sie ihrem natürlichen Anziehungsbestreben folgen könnten; aber sie sind in der Membran fixirt. In der Radialrichtung findet eine sehr starke positive (Druck-) Spannung zwischen den Molecülen statt. Diese sind einander zu sehr genähert und suchen sich von einander zu entfernen“. Hiernach sind es also doch wohl wirkliche Spannungen, welche der Autor voraussetzt; denn die Molecüle suchen sich ja in der Längsrichtung zu nähern und in radialer von einander zu entfernen. Sie können jedoch — so heisst es weiter — diesem Bestreben nicht folgen, weil sie in der Membran fixirt sind. Wie soll man sich nun aber dieses Fixirtsein vorstellen? Wenn alle Molecüle dieselbe Tendenz haben und überdies so weit von einander entfernt sind, wie von Höhnel annimmt, woher kommen denn die Hindernisse, die ihrer Bewegung im

Wege stehen? Darauf ist meines Erachtens eine befriedigende Antwort unmöglich. Wollte man etwa annehmen, die Molecüle seien unter sich so verkettet, dass sie ein unregelmässiges Balkenwerk darstellen, einem Holzgerüste vergleichbar, dann halten sich diese molecularen Balken doch selbstverständlich das Gleichgewicht und die localen Druck- und Zugspannungen der einzelnen Balkenstücke sind auf unsichtbare kleine Raumelemente eingeschränkt, so dass sie unter dem Polarisationsmikroskop keine für das Auge wahrnehmbare Interferenzfarbe erzeugen können. Ich weiss überhaupt nicht, wie man sich ein Fixiren dieser angeblichen molecularen Spannungen denken soll; mir fehlt bei jedem hierauf gerichteten Versuche der Archimedische Punkt, wo ich in Gedanken meinen Hebel ansetzen oder einen Riegel vorschieben könnte, um das Nachlassen der Spannung zu verhindern. So komme ich denn zu dem Schlusse, dass in der Membran gleichsinnige moleculare Spannungen, wie von Höhnel sie voraussetzt, nicht fixirt, überhaupt in keiner Richtung vorhanden sind.

Was andere Autoren, z. B. N. J. C. Müller[1]) und Strasburger[2]), über den Zusammenhang zwischen Doppelbrechung und Spannung gesagt haben, gehört nur zum Theil hierher. Was zunächst Müller betrifft, so denkt sich derselbe seine Zug- und Druckkräfte nur wirksam, solange die seiner Auffassung nach ursprünglich zähflüssige Membransubstanz noch nicht zu einem festen Körper erstarrt ist, also nur während des Überganges in den festen Zustand. Dabei vertritt er die Ansicht, dass, wenn eine Membran zuerst isotrop und dann anisotrop sei, doch nur Zugkräfte den Übergang vermitteln können (S. 16). Das letztere ist freilich mehr als zweifelhaft, aber wie dem auch sein mag: von molecularen Zugspannungen im Sinne von Höhnel's ist bei Müller nicht die Rede.

Dagegen sucht Strasburger die Doppelbrechung ebenfalls auf bestehende Spannungen zurückzuführen. Er sagt zwar am Anfange des betreffenden Kapitels, er befinde sich mit N. J. C. Müller in Übereinstimmung, was aber in klarem Widerspruch mit seinen Ausführungen steht. Man braucht nur

[1]) Pringsheim's Jahrb., Bd. XVII.

[2]) Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, S. 208 ff.

die folgenden Stellen zu lesen, um den Unterschied zwischen den beiden Darstellungen sofort zu erkennen. Es heisst a. a. O., S. 209: „Jedes auch noch so kleine Stückchen einer Membran oder eines Stärkekornes kann doppelbrechend bleiben, weil ja dieses Stückchen aus zahlreichen Lamellen besteht, die verschieden gespannt und fest mit einander verbunden sind. Auch innerhalb dieses kleinen Stückchens werden somit die Spannungen fortbestehen“. Und weiterhin auf S. 210: „Wir sahen, dass ein Stärkekorn sich zu vergrössern, eine Zellhaut sich zu verkürzen strebt: das erstere ist auf Zug, die letztere ist auf Druck gespannt. Thatsächlich verhält sich denn auch optisch das Stärkekorn wie eine an der Peripherie, die Zellhaut wie eine im Inneren wärmere homogene Glaskugel. Eine grössere Übereinstimmung zwischen entwickelungs-geschichtlich gewonnenen Thatsachen und den optischen Erscheinungen ist wohl kaum zu wünschen“.

Es kann hiernach keinem Zweifel unterliegen, dass wir es bei Strasburger mit denselben molecularen Spannungen, demselben Verkürzungsbestreben zu thun haben, wie in der gleichzeitig erschienenen Darlegung von Höhnel's. Das oben Gesagte gilt also auch für die Strasburger'sche Auffassung. Nur insoweit hier die Beweisführung eine zum Theil abweichende ist, mag eine besondere Beleuchtung derselben nicht ganz überflüssig sein.

Zunächst verdient wohl die Angabe, dass die Stärkekörner sich zu vergrössern streben, eine Berichtigung. Wenn thatsächlich die Lamellen des Kornes so gespannt sind, wie Strasburger annimmt, so könnte eine Vergrösserung ihres Umfanges doch nur durch Ausgleichung der tangentialen Druckspannungen stattfinden. Allein da neben diesen Druckspannungen auch radiale Zugspannungen bestehen, welche jenen das Gleichgewicht halten, so ist am unverletzten Korn eine Ausgleichung unmöglich; dasselbe sucht sich also weder zu vergrössern noch zu verkleinern. Die optische Wirkung der Spannungen betreffend, so ist zuzugeben, dass die von ihnen abhängige Elasticitätsellipse ihre grosse Axe radial stellen würde, d. h. so, wie die beobachteten Interferenzfarben es verlangen. Es ist aber andererseits ebenso einleuchtend, dass diese optische Wirkung sofort verschwinden müsste, sobald die Spannungen sich ausgleichen

können, wie es in Wirklichkeit schon bei einem isolirten Octanten des Kornes und noch vollständiger bei einem winzigen Splitter der Fall ist. Die Beobachtung lehrt aber, dass die Doppelbrechung selbst an kleinen Stücken noch fortbesteht und folglich nicht oder nur zum geringsten Theil durch die in Rede stehenden Spannungen bedingt sein kann. Was Strasburger von den zahlreichen (unsichtbaren) Lamellen sagt, die nach seiner Vorstellung auch in kleinen Stücken vorhanden, aber entgegengesetzt gespannt und darum in der Gesammtheit doppelbrechend sein sollen, ist einfach unmöglich. Denn wie bereits bemerkt, würden in diesem Falle die beiderlei Spannungen, weil sie einander äquivalent sind, sich in ihren optischen Wirkungen wechselseitig aufheben; das ganze Lamellensystem könnte also nur neutral reagiren.

Ähnlich verhält es sich mit den angeblichen Spannungen in der Membran, mit der Umkehrung derselben bei der Cuticularisirung u. s. w. Was sich in Folge von chemischen oder physikalischen Veränderungen umkehrt, ist der optische Effect; für die Annahme jedoch, dass hierbei Spannungen den Ausschlag geben, fehlt jede thatsächliche Grundlage.

Neben dem optischen Verhalten spielt in den Ausführungen von Höhnel's über die molecularen Spannungen auch die Quellung und die Formveränderung beim Erwärmen eine wichtige Rolle. Er sagt im Anschluss an die oben citirte Stelle (S. 598): „Bewirkt man durch irgend ein Mittel, dass die Molecüle beweglich werden, so nähern oder entfernen sie sich und so werden die Spannungen ausgeglichen. Nähert man ein Stück eines lang und dünn ausgezogenen Siegellackfadens vorsichtig einer Bunsenschen Flamme, so dass er weich wird ohne zu schmelzen, so verkürzt er sich in jedem seiner Punkte gleichzeitig und wird ein kurzer dicker Cylinder. Dasselbe geschieht mit einem Glaswollfaden . . . Macht man sich aus dickflüssiger Gummimasse dünne kurze Fäden, so zeigen dieselben, in Alkohol liegend, bei Wasserzusatz unter dem Mikroskope eine bis 50procentige Verkürzung, ganz so wie Bastfasern in Schwefelsäure."

Ich habe diese Versuche wiederholt und kann sie im Allgemeinen nur bestätigen; einige einschränkende Bemerkungen, die jedoch an der Hauptsache nichts ändern, folgen weiter unten. Allein was beweisen alle diese Verkürzungen? Nicht mehr

und nicht weniger als die analogen Vorkommnisse bei der oben erwähnten Quellung mit Structuränderung. Sie beweisen, dass gewisse Agentien, zu denen unter Umständen auch die Wärme zu rechnen ist, umgestaltend auf die Gruppirung der kleinsten Theilchen einwirken, womit natürlich auch die Bedingungen des Gleichgewichts in Bezug auf die äussere Form der Objecte eine Veränderung erfahren. Welcher Art die moleculare Umgestaltung sei, mag vorläufig dahingestellt bleiben; hier ist bloss die Thatsache zu betonen, dass sie in irgend einer Form eintritt und unter keinen Umständen rückgängig gemacht werden kann. Ein durch Wärme verkürzter Glas- oder Siegellackfaden verlängert sich beim Abkühlen ebensowenig, als eine mit Natron oder Schwefelsäure behandelte Bastzelle beim Auswaschen.

In Bezug auf das Thatsächliche dieser Quellungserscheinungen, die ich namentlich an Schellack- und Gummifäden verfolgte, glaube ich noch das Folgende besonders hervorheben zu sollen. Bringt man die genannten Fäden in ein Gemisch von Wasser und Weingeist, das eine langsame Lösung bewirkt, so beobachtet man häufig zunächst eine schwache Verlängerung, beispielsweise um 2 bis 5 Procent, und dies auch an solchen Stücken, welche unter dem Polarisationsmikroskop deutliche und in der ganzen Dicke gleichartige Farben zeigen (z. B. Blau II mit Gypsblättchen Roth I). Die Quellung bedingt also auch hier erst dann eine Verkürzung, wenn sie mit Structuränderungen verbunden ist, — und ganz dasselbe gilt von dem Verhalten fein ausgezogener Glasfäden beim Erhitzen.

Nach alledem kann ich die Annahme, dass moleculare Spannungen in Stärkekörnern und Zellhäuten die Doppelbrechung bedingen oder den Quellungsvorgang beherschen, nur als eine vollständig unhaltbare bezeichnen. Die Gründe, welche die genannten Autoren zu Gunsten dieser Auffassung geltend zu machen suchten, sind kaum besser als diejenigen, welche Nägeli[1]) schon 1862 in überzeugender Weise widerlegt hat.

Mit diesem Ergebniss befinde ich mich in Übereinstimmung mit Victor von Ebner, soweit sich derselbe über Spannungen im Sinne der Mechanik äussert. Er sagt auf S. 17 seiner vor-

[1]) Die Anwendung des Polarisationsapparates auf die Untersuchung der vegetabilischen Elementartheile. Sitzungsber. d. K. bayerischen Akad. d. Wiss. 1862.

trefflichen Schrift[1]): „Die Spannungshypothese in der Form, in welcher sie von Nägeli bekämpft wurde, ist ohne Zweifel gänzlich unhaltbar, und wenn sie in anderer Form wieder hergestellt werden soll, so darf dieselbe nicht an die Thatsachen anknüpfen, welche am künstlich gespannten Glase beobachtet werden, sondern nur an diejenigen, welche an imbibirbaren Substanzen festgestellt werden können. Es ist nämlich gar nicht daran zu denken, dass Spannungen, wie sie im gehärteten Glase vorhanden sind, die Ursache der Anisotropie organisirter Substanzen sind; ebenso wenig können vorübergehende Spannungen, wie sie durch Druck und Zug am Glase hervorgebracht werden, ausschliesslich zur Erklärung herangezogen werden; überhaupt keine Spannungen, welche auf Gegenwirkungen grösserer Massenbezirke der Substanz allein beruhen".

Neben diesen Dauerspannungen erwähnt sodann V. von Ebner auch solche, welche bloss vorübergehend, etwa während der Erhärtung einer weichen Substanz, auf letztere eingewirkt und dadurch eine bleibende Doppelbrechung herbeigeführt haben. Es sind das die Spannungen im Sinne N. J. C. Müller's, deren Wirkungen auf thierischen Leim schon Brewster (1816) bekannt waren. Auch hier ist die Sachlage vollkommen klar. Die Interferenzfarben, die wir an der hart gewordenen Substanz beobachten, sind nicht durch moleculare Spannungen bedingt, sondern durch die besondere und dauernde Anordnung der Massentheilchen, wie sie unter dem Einfluss vorübergehender Spannungen zu Stande kam. Das ist auch die Auffassung von Ebner's[2]) und ich wüsste überhaupt nicht, was sich dagegen einwenden liesse. Allein damit ist noch keineswegs gesagt, dass auch umgekehrt jede Anordnung der Theilchen, welche Doppelbrechung zur Folge hat, stets von Spannungen herrühre.

Mit dieser einschränkenden Bemerkung habe ich bereits den Punkt gestreift, wo von Ebner den Ausdruck „Spannungen" auf Verhältnisse anwendet, für welche er mir nicht mehr gerechtfertigt erscheint. Er sagt nämlich auf S. 220, nachdem er vorher die Gewebespannungen und die „durch Druck und Zug

[1]) Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisirter Substanzen, 1882.

[2]) A. a. O., S. 19.

wachsender Elementartheile im Ganzen" entstehenden Spannungen angeführt: „Es können endlich — und dies ist vielleicht eines der wichtigsten Momente — die Spannungen bedingt sein durch die elementaren Vorgänge beim Wachsthum selbst, durch die Art, wie die Masse der Molecülcomplexe vermehrt wird, sei es durch Intussusception, sei es durch Apposition". Und weiter auf S. 222: „Was nun die Vorstellung betrifft, dass Wachsthumsspannungen die kleinsten Massentheilchen der organisirten Substanzen nach Richtungen orientiren, so könnte man zunächst daran denken, dass das Wachsthum einer Zelle die sie umschliessenden Theile aus einander treibt und dadurch Doppelbrechung hervorruft. Eine solche Vorstellung hat nichts Ungereimtes für die Cellulosemembranen wachsender Pflanzengewebe. Wenn es richtig ist, dass das Wachsthum der Membran in einer beständigen Überdehnung durch den Turgor der Zelle und in neuer Einlagerung von Theilchen besteht, so werden ja im Ganzen die Theilchen in der Flächennormale einander genähert und in den Richtungen der Fläche selbst von einander entfernt".

Solchen Ausführungen gegenüber wird es gut sein, uns vor Allem zu vergegenwärtigen, wie wenig wir über den eigentlichen Wachsthumsvorgang wissen. Sofern dabei Dehnungen vorkommen, die selbstverständlich vom Wachsthum zu unterscheiden sind, gehören sie in das Gebiet der N. J. C. Müller'schen Spannungseffecte, von denen vorhin die Rede war. Vom Wachsthum selbst aber, es mag nun durch Einlagerung oder Auflagerung neuer Theilchen erfolgen, können wir nicht behaupten, dass es nothwendig mit Spannungen verknüpft sei, die irgendwie zum Ausdruck kommen müssten. Für die Apposition ist dies ohne Weiteres einleuchtend; Krystalle, galvanoplastische Niederschläge und dergleichen zeigen bekanntlich keine „Wachsthumsspannungen". Bei der Intussusception drängen zwar die entstehenden Theilchen die Reihen der alten mehr oder weniger auseinander, wobei die Cohäsion der letzteren durch die beim Festwerden der Substanz thätigen Molecularkräfte theilweise überwunden werden muss; allein da diese entgegengesetzt wirkenden Factoren sich nach beendigtem Wachsthum in jedem Raumdifferential das Gleichgewicht halten, so kann ein sichtbarer optischer oder Quellungseffect auf diesem Wege unmöglich zu Stande kommen.

Es handelt sich überhaupt hier nicht mehr um Spannungen im Sinne der Mechanik, sondern um Vorgänge, welche der Einlagerung von Salzen, Farbstoffen und dergleichen in organisirte Substanzen am nächsten stehen.

Was dagegen die wirklichen Spannungen betrifft, welche bei concentrischer Schichtung durch die Unterschiede zwischen radialem und tangentialem Wachsthum entstehen (so z. B. bei den Stärkekörnern), so wissen wir bereits, dass diese Spannungen auf die Doppelbrechung der Substanz keinen merklichen Einfluss üben und deshalb ausser Betracht fallen.

Die Vorstellung endlich, „dass das Wachsthum der Membran in einer beständigen Überdehnung durch den Turgor der Zelle“ bestehe, wodurch die Einlagerung neuer Theilchen erst möglich werden soll, ist meines Erachtens mit den Thatsachen schlechterdings unvereinbar. Erwiesen ist bis jetzt nur (und nicht einmal in aller Strenge), dass der Turgor mit zu den Bedingungen des Wachsthums gehört; die von ihm verursachte Dehnung ist aber meist viel zu gering, als dass die Elasticitätsgrenze der Membran auch nur erreicht, geschweige denn überschritten würde. Durch eine blosse Dehnung lässt sich überdies die Entstehung der schiefen spaltenförmigen Poren, sowie der spiraligen Streifen an Bastzellen, Haaren u. s. w. nicht erklären, man müsste denn annehmen, dass diese Zellen oder gestreiften Schichten erst in der Längsrichtung gedehnt und dann durch irgend eine Kraft tordirt worden seien. An eine solche Torsion, mit oder ohne Streckung, ist aber gar nicht zu denken.

Ebenso steht die Thatsache, dass die jungen Gefässe unserer Hölzer — trotz ihres stärkeren Wachsthums in der Querrichtung — ihre Wandungen nicht gegen die benachbarten Xylemzellen vorwölben, mit der Annahme einer Dehnung durch höheren Turgor im Widerspruch[1]). Und wie soll man sich erst die Samenhaare der Epilobien, die Pappusfiedern der Cirsien und dergleichen gedehnt denken, wo die nämliche Zelle in der einen Längshälfte optisch negativ, in der anderen optisch positiv reagirt? Es ist einfach unmöglich, solche Dinge auf Rechnung des hydrostatischen Druckes zu setzen.

[1]) Vgl. hierüber Krabbe, Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen, S. 73.

Übrigens mag hier noch erwähnt werden, dass der Gedanke an eine beständige „Überschreitung der Elasticitätsgrenze“ zuerst von Sachs ausgesprochen wurde, jedoch mit der ausdrücklichen Bemerkung, dass seine „knapp gefassten Ausdrücke nicht eine Theorie des Wachsthums hinstellen“. Einige jüngere Botaniker haben aber doch eine Theorie daraus gemacht. Man nimmt es bekanntlich mit dieser Bezeichnung in der botanischen Litteratur nicht sehr genau.

Als Schlussergebniss der vorstehenden Betrachtungen können hiernach die folgenden Sätze gelten, die ich zum grossen Theil wörtlich der von Ebner'schen Schrift entlehne (S. 220): Mit den Thatsachen stimmt nur die Annahme überein, „dass die Doppelbrechung von einer nach Richtungen verschiedenen Anordnung der kleinsten Theilchen der Substanz bedingt sei, mögen nun diese kleinsten Theilchen Molecüle, Molecülaggregate oder Micelle sein. Die nach Richtungen verschiedene Lagerung der kleinsten Theilchen kann nun bedingt sein in der chemischen Natur der Substanz selbst, ähnlich wie bei Krystallen, oder von Spannungen, welche nicht in erster Linie von der chemischen Natur der Molecüle abhängen“, oder endlich durch Wachsthums- und Differenzirungsvorgänge, deren Verlauf in den Einzelheiten noch wenig aufgeklärt ist. Moleculare Spannungen im Sinne von Höhnel's und Strasburger's sind ausgeschlossen.

IV.

Dehnungsversuche.

Unabhängig von der Frage, ob moleculare Spannungen, wie sie von Höhnel und Strasburger voraussetzen, in isolirten Membranen vorhanden seien, ist eine zweite ebenso wichtige: ob nämlich künstlich erzeugte Druck- oder Zugspannungen auf das optische Verhalten der Membranen Einfluss üben. Nach Nägeli ist dies im imbibirten Zustande nicht der Fall; nach von Ebner, von Höhnel und A. Zimmermann dagegen kann ein solcher Einfluss für eine Reihe von Fällen als erwiesen betrachtet werden.

Die von den genannten Autoren beschriebenen Versuche und die dabei beobachteten Farbenänderungen sind zum Theil

der Art, dass mir die Möglichkeit eines Irrthums von vorne herein ausgeschlossen schien. Meine eigenen Untersuchungen waren daher vorzugsweise darauf gerichtet, nach Ausscheidung der wirklich sicheren Fälle die weniger Vertrauen erweckenden einer sorgfältigen Prüfung zu unterwerfen. Die Objecte wurden hierbei in die Diagonalstellung gebracht und dann mit Hülfe eines Dehnungsapparates in derjenigen Richtung gezogen, welche zur langen Axe der Elasticitätsellipse des Gypsblättchens parallel war. Der fragliche Einfluss der Zugspannung musste sich alsdann durch Steigerung der Interferenzfarbe geltend machen, indem beispielsweise Roth I in Violett oder Blau II übergeführt wurde.

Das Resultat der Prüfung lässt sich in wenige Sätze zusammenfassen, die ich der näheren Besprechung und Begründung derselben voranstelle. Es sind folgende:

1. Die sicheren Fälle, welche zweifellos eine Steigerung der Interferenzfarbe durch Spannung ergeben, beziehen sich sämmtlich auf Membranen, die eine aussergewöhnliche Dehnbarkeit besitzen. Dahin gehören z. B. von vegetabilischen Objecten das dickwandige Periderm der Birke, die Epidermis von *Allium*, die Stammzellen von *Nitella*.

2. Nicht alle Membranen von aussergewöhnlicher Dehnbarkeit zeigen die angedeutete Farbenänderung unter dem Einfluss der Zugspannung; es giebt deren viele, welche bis zum Zerreissen gezerrt werden können, ohne dass auch nur eine Spur eines optischen Effects bemerkbar würde. — Dahin gehören z. B. zahlreiche Collenchymstränge (von *Tradescantia zebrina*, *Philodendron bipinnatifidum*, *Clematis Vitalba*, *Begonia* u. s. w.), desgleichen die abgezogenen Streifen der Blattoberhaut von *Scilla maritima*, die sehr dehnbaren mechanischen Belege der Mestombündel von *Anthurium*.

3. Für die typischen Bast- und Libriformzellen, die sich alle durch geringe Dehnbarkeit auszeichnen, ist bis dahin eine Steigerung der Polarisationsfarbe durch Zugspannung nicht mit Sicherheit festgestellt.

Die unter 1) aufgeführten Beispiele betrachte ich namentlich deshalb als zuverlässig, weil die untersuchten Membranen unter dem Einfluss der Spannung nicht bloss eine Steigerung, sondern bei entsprechender Orientirung eine Umkehrung der

Polarisationsfarbe ergeben. Natürlich ist dieser Effect nur dann möglich, wenn das Object in der Richtung seiner kleineren Elasticitätsaxe gezogen wird. Man beobachtet alsdann, dass z. B. die Subtractionsfarbe Gelb I ganz allmählich durch das Roth des Gypsblättchens in Blau II übergeht[1]).

Ohne diese Thatsache könnten die Beobachtungen an Zellen mit schief gestellten Elasticitätsaxen nicht als entscheidend gelten, weil der Grad der Schiefstellung durch den Zug verändert wird. Bei *Nitella* richten sich z. B. die optischen Axen der Flächenansicht nach den Indifferenzstreifen, welche im ungespannten Zustande etwa 12—15°, im gespannten aber beträchtlich weniger von der Längsrichtung abweichen. Der Winkel, welchen die Axen der zu- und abgekehrten Seite mit einander bilden, erfährt also in Folge des Zuges eine nicht unbedeutende Verkleinerung und dies genügt schon für sich allein, um eine Steigerung der Interferenzfarbe herbeizuführen. Eine Umkehrung des optischen Effectes in Bezug auf Addition oder Subtraction ist dagegen auf diesem Wege nicht möglich.

Ebenso zuverlässige Resultate liefern nach von Ebner verschiedene thierische Membranen, wie z. B. die Linsenkapsel, die Cornea u. a. Da jedoch diese Objecte schon wegen der gänzlich abweichenden Entstehungsweise nicht ohne Weiteres mit vegetabilischen Zellhäuten verglichen werden können, so halte ich es für rathsam, hier nur diese letzteren zu berücksichtigen.

Mit Bezug auf die unter 2) genannten Objecte, welche trotz ihrer beträchtlichen Dehnbarkeit keine Farbenänderungen bewirken, verdienen namentlich die Collenchymstränge besondere Beachtung. Ich wählte zu meinen Versuchen mit Vorbedacht Gewebestreifen, deren collenchymatische Verdickungen in tangentialer Richtung zusammenhängende Bänder darstellten, weil unter solchen Verhältnissen ein Übereinanderschieben benachbarter Collenchymleisten in Folge der Spannung nicht oder doch weniger zu befürchten war. Bei solchen Objecten hatte nun merkwürdiger Weise die Zugspannung keinen Einfluss auf die optischen Constanten.

Wenn daher andere Collenchymstreifen, deren Verdickungen

[1]) Vgl. hierüber: A. Zimmermann, Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. II, S. XXXV (1884).

auf die Kanten der Zellen beschränkt sind, im gespannten Zustande unzweifelhaft höhere Farben hervorrufen, so ist hierbei die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die benachbarten Verdickungsleisten sich theilweise übereinander geschoben und dadurch eine Verstärkung des optischen Effectes verursacht haben. Aus diesem Grunde betrachte ich die mit Collenchym angestellten Dehnungsversuche, welche anscheinend positive Ergebnisse geliefert haben, nicht als einwurfsfrei. Dasselbe gilt auch für manche Epidermisstreifen, welche in der Richtung des wirksamen Zuges Falten werfen.

Was endlich die gewöhnlichen Bast- oder Libriformzellen anbelangt, so hält es ausserordentlich schwer, mit mehrzelligen Bündeln der käuflichen Bastsorten sichere Resultate zu erzielen. Da nämlich die einzelnen Zellen nicht cylindrisch, sondern mehr oder weniger abgeplattet sind und durch die Spannung öfter gedreht werden, so bleibt es meist zweifelhaft, ob eine etwaige Farbenänderung von der Spannung oder vielleicht bloss von der Drehung abhängig ist.

V. von Ebner[1]) sagt zwar, man könne sich immerhin überzeugen, „dass an Bastfasern von Hanf und Lein im imbibirten Zustande schon bei einer mässigen Dehnung die Farbe steigt". Auch bin ich keineswegs in der Lage, dieser Angabe direct zu widersprechen, will aber doch nicht verschweigen, dass ich meinerseits vergeblich bemüht war, an den genannten Objecten eine unzweideutige Farbensteigerung zu constatiren. Viel eher noch scheint mir diese Wirkung zuweilen bei den Bastzellen von *Urtica canadensis* und anderen Urticaceen sich einzustellen, wobei aber nicht zu übersehen ist, dass diese Zellen auch sonst manche Eigenthümlichkeiten und zum Theil eine mehr als gewöhnliche Dehnbarkeit besitzen.

Diese Unsicherheit der Beobachtung, die ich bei der Dehnung von Bastfasern niemals ganz zu beseitigen vermochte, gab mir Veranlassung, die Versuche mit der Oberhaut von Palmblättern und von exotischen Orchideen, welche bekanntlich durch bastfaserähnliche Stereïden verstärkt ist, zu wiederholen. Da diese Verstärkungsfasern mit den Epidermiszellen verwachsen sind, so kann hier eine Drehung bei eintretender Spannung nicht so leicht

[1]) A. a. O., S. 212.

stattfinden; dieselben stellen daher ein sehr günstiges Object dar, das sich um so bequemer verwerthen lässt, als die Epidermis selbst in den meisten Fällen mechanisch schwach und optisch wirkungslos ist.

Es wurden also Streifen der Hautschicht sammt den anhaftenden oder noch eingebetteten Fasern in den Dehnungsapparat gebracht und unter dem Polarisationsmikroskop beobachtet. Gewöhnlich waren diese Streifen in der Mitte, auf welche eingestellt wurde, etwas schmäler zugeschnitten, um hier die Wirkung der Spannung bis zum Zerreissen beobachten zu können.

Die so hergestellten Präparate zeigten nun auffallender Weise keine Spur einer Farbenänderung. In dieser Hinsicht verhielten sich *Rhapis flabelliformis*, *Phoenix spinosa* und die palmenähnliche *Carludovica*, dann *Oncidium sphacelatum* und andere Orchideen vollkommen übereinstimmend. Desgleichen die subepidermalen Bastzellen verschiedener Coniferenblätter, wie z. B. von *Podocarpus salicifolia*, welche ebenfalls im Zusammenhang mit der Epidermis untersucht wurden.

Wir gelangen somit zu der unabweislichen Schlussfolgerung, dass die viel bestrittene Angabe Nägeli's, die optische Unempfindlichkeit der Membranen gegen Zug und Druck betreffend, zwar einer Einschränkung bedarf, jedoch gerade bezüglich der typischen Stereïden (mit normaler Dehnbarkeit) durchaus zutreffend ist.

Die in neueren Veröffentlichungen erwähnten Versuche über die optische Wirkung der Zug- oder Druckspannungen bedürfen jetzt noch nach einer anderen Seite hin einer näheren Prüfung. Es dürfte von vorne herein Jedermann einleuchten, dass ein mechanischer Zug in beliebigen Objecten den Durchmesser der wirksamen Elasticitätsellipse, welcher in die Zugrichtung fällt, nur vergrössern, niemals verkleinern kann. Geht z. B. die Zugrichtung der grossen Axe parallel, so wird diese noch länger als sie war: die Doppelbrechung erfährt eine Steigerung. Entspricht dagegen die Zugrichtung der kleinen Axe, so nähert sich die Ellipse dem Kreis und wenn dieser erreicht ist, hört mit der Ungleichheit der Axen auch die Doppelbrechung auf. Eine noch weiter gehende Wirkung kann

sogar das Verhältniss der Axen umkehren, indem die kleinere zur grösseren wird.

Auf solchen Beobachtungen, die sich an geeigneten Objecten leicht wiederholen lassen, beruht die in der bekannten Abhandlung Nägeli's über „die Anwendung des Polarisationsapparates u. s. w.“ und ebenso im „Mikroskop“ angenommene Orientirung des Elasticitätsellipsoids. Durch diese directe Anlehnung an die optische Wirkung der Zug- und Druckspannungen sollte die theoretische Frage nach der Schwingungsebene des polarisirten Lichtstrahls und nach den Bedingungen der Lichtbewegung überhaupt umgangen werden[1]).

Gegen diese Betrachtungsweise macht nun V. von Ebner[2]) verschiedene Bedenken geltend, die sich theils auf angebliche Beobachtungsthatsachen, theils auf die Neumann'schen Gleichungen für das „Elasticitätsellipsoid des Druckes“ stützen. Durch die Beobachtung soll festgestellt sein, dass Traganth- und Kirschgummi im gequollenen Zustand, ebenso die syrupartige Phosphorsäure, auf Zug gerade so reagiren, wie Glas und die übrigen bekannten Objecte auf Druck. Zu Fäden ausgezogener Traganthschleim soll also beispielsweise eine quer zur Längsrichtung gestellte Elasticitätsellipse aufweisen, während andere Schleime, wie Gummi arabicum, thierischer Leim, gelatinöse Membranen u. s. w. stets eine dem Zuge entsprechende Longitudinalstellung ergeben.

Bezüglich der Neumann'schen Gleichungen wird sodann betont, dass auch die eben erwähnten Ausnahmefälle darin enthalten seien; denn je nachdem die Differenz zwischen den Constanten p und q (die von der Natur des Objectes abhängen) positiv oder negativ ausfalle, stehe die lange Axe unserer Elasticitätsellipse parallel zur Richtung des Zuges oder quer zu derselben.

Es lasse sich daher, so heisst es dann, „nicht verkennen, dass diese neue von Nägeli und Schwendener eingeführte Bezeichnungsweise leicht zu grossen Verwirrungen führen kann, wenn man nur einen Augenblick vergisst, dass die Ausdrücke grösste und kleinste Elasticitätsaxe nicht auf das optische Elasticitätsellipsoid des Objectes, ja nicht einmal auf das Ellipsoid

[1]) Vgl. Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, 2. Aufl., S. 316.

[2]) A. a. O., S. 42.

des Druckes des untersuchten Objectes, sondern zunächst immer nur auf ein äquivalentes Elasticitätsellipsoid des Druckes im dilatirten Glase sich beziehen. Am augenfälligsten ist dies an Körpern, welche auf Druck und Zug nachweislich entgegengesetzt wie Glas reagiren".

Ich habe nicht versäumt, diese Einwände von Ebner's, da sie einen Punkt von principieller Bedeutung betreffen, sorgfältig zu prüfen, dabei jedoch die Überzeugung gewonnen, dass dieselben nicht stichhaltig sind. Zunächst beruht es auf einer offenbaren Täuschung, wenn dem Traganthschleim ein so gänzlich abweichendes Verhalten zugeschrieben wird. Die Interferenzfarbe, die er erzeugt, richtet sich nämlich stets nach dem Verlauf der gequollenen Schichtencomplexe, die zwar im Wasser kaum noch erkennbar sind, aber in einer Mischung von Wasser und Alkohol stellenweise deutlich hervortreten. Fährt man mit der Nadel durch den Schleim, so legen sich die Schichtenmassen mehr oder weniger parallel zur Bewegungsrichtung, und da die Elasticitätsellipse unter allen Umständen quer zu den Schichten orientirt ist, so beobachtet man alsdann eine Polarisationsfarbe, wie sie in isotropen Glasstäben durch Compression in der Längsrichtung erzeugt wird. In Wirklichkeit steht jedoch dieser optische Effect nicht mit Druck oder Zug, sondern nur mit der geschichteten Structur des Schleimes im Zusammenhang.

Ganz dasselbe gilt ferner für das gequollene Kirschgummi und wahrscheinlich auch für die syrupartige Phosphorsäure in dem Zustand, welcher der einschlägigen Beobachtung zu Grunde lag. Bezüglich der letzteren Substanz darf ich mir allerdings kein abschliessendes Urtheil, sondern nur eine Vermuthung gestatten. Ich bemerke jedoch, dass ich den Mach'schen Versuch in der vom Autor selbst beschriebenen Weise[1]) wiederholt habe, indem ich die syrupartige Phosphorsäure in ein kurzes Stück Kautschukröhre einfüllte, das unten mit einem Glaspfropf und oben mit einer Glasplatte verschlossen wurde. Unter das Polarisationsmikroskop gebracht, wurde sodann die Röhre nach Vorschrift, bald rascher, bald langsamer, seitlich zusammengedrückt, — allein es zeigte sich keine Spur von Doppelbrechung. Und doch experimentirte ich mit einer rein dar-

[1]) E. Mach, Optisch-akustische Versuche, Prag 1873, S. 28.

gestellten, sehr zähflüssigen Säure, die mir mein verehrter College, Herr Geheimrath Landolt, zur Verfügung gestellt hatte.

Ich muss es Anderen überlassen, diese widersprechenden Thatsachen, die mit Rücksicht auf die möglichen Verunreinigungen der Phosphorsäure (durch krystallinische Ausscheidungen?) neben der physikalischen auch eine chemische Seite haben, endgültig aufzuklären. Einstweilen glaube ich aber doch berechtigt zu sein, die Beweiskraft des Mach'schen Compressionsversuches zu bezweifeln.

Was nun noch die Neumann'schen Gleichungen betrifft, so mag es genügen, hier kurz die Voraussetzungen anzugeben, unter welchen sie erhalten wurden. Es seien a, b, c die Kanten eines rechtwinkligen Parallelepipedons und α, β, γ die linearen Dilatationen, welche dieselben durch Druck oder Zug erfahren. Während dieser Einwirkung haben also die Kanten die respectiven Werthe $a(1+\alpha)$, $b(1+\beta)$, $c(1+\gamma)$. Dabei sind α, β, γ positiv zu nehmen für wirkliche Dilatationen und negativ für Compressionen. Bezeichnet man nun mit A, B und C die optischen Elasticitätsaxen nach Fresnel, bez. parallel mit a, b und c, und mit G' die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes in der isotropen, d. h. noch nicht dilatirten Substanz, so besteht die Relation:

$$A = G' + q\alpha + p\beta + p\gamma$$
$$B = G' + p\alpha + q\beta + p\gamma$$
$$C = G' + p\alpha + p\beta + q\gamma,$$

wobei p und q zwei von der Beschaffenheit des Objectes abhängige Constanten bezeichnen.

Für den in der mikroskopischen Praxis häufigsten Fall, dass die Dilatation sich auf eine einzige Kante, z. B. auf c beschränkt, wird $\alpha = \beta = -\frac{1}{4}\gamma$ (nach Poisson), und obige Gleichungen gehen über in

$$A\,(= B) = G' + \frac{3p - q}{4}\gamma$$
$$C = G' + \frac{2q - p}{2}\gamma$$

und folglich

$$A - C\,(= B - C) = \tfrac{5}{4}(p - q)\gamma.$$

Die Constanten p und q bestimmte Neumann nur für das Spiegelglas; er fand $p - q = 0{,}054$, also positiv. Wenn

hiernach γ für Spiegelglas beispielsweise = 0,0004 der ursprünglichen Länge beträgt, wie dies bei den Neumann'schen Beobachtungen annähernd der Fall war, so ist die mit der Zugrichtung parallele Axe des Fresnel'schen Elasticitätsellipsoids um 27 Millionstel kürzer als die beiden andern.

Dass andere Substanzen sich entgegengesetzt verhalten, indem sie für $p - q$ negative Werthe liefern, ist zwar eine mathematische Möglichkeit, insofern jeder Coëfficient das Vorzeichen + oder — haben kann; allein es folgt daraus nicht, dass diese Möglichkeit in der Natur verwirklicht sei oder auch nur verwirklicht werden könne. Sicher ist jedenfalls, dass alle pflanzlichen und thierischen Objecte, deren optische Reaction auf Zug und Druck zweifellos und hinsichtlich ihres Charakters durch einwurfsfreie Untersuchungen bekannt ist, sich dem Spiegelglas anschliessen.

Auf Grund dieser Sachlage kann ich also nur wiederholen, dass mir die Bedenken, welche von Ebner gegen die bezeichnete Orientirung des Elasticitätsellipsoids erhoben hat, nicht begründet erscheinen.

V.

Änderung der Doppelbrechung durch die Imbibitionsflüssigkeit.

Nach Hofmeister[1]) hat die Imbibitionsflüssigkeit zuweilen einen sehr merklichen Einfluss auf die Polarisationsfarbe. Durch die Wasseraufnahme soll z. B. bei manchen Objecten die Farbe gesteigert, durch Einlegen in Alkohol oder Äther wieder herabgesetzt werden. Dabei wird der Brechungsindex dieser Flüssigkeiten gewissermaassen als bestimmender Factor hingestellt; es heisst auf S. 347: „Die Intensität der abweichenden Farben, welche dünnwandige Haare aus der Scheinfrucht von *Rosa villosa L.* im farbigen Gesichtsfelde zeigen, wird sehr gesteigert, wenn Äther (Brechungsexponent 1,358) oder Alkohol als Imbibitionsflüssigkeit durch das auf dem Brechungsindex niedriger stehende Wasser ersetzt werden". Zwar ist in diesem Satze nur von der Intensität der Polarisationsfarben die Rede, allein

[1]) Die Lehre von der Pflanzenzelle, S. 346.

es wird unmittelbar vorher in Bezug auf dasselbe Object ausdrücklich gesagt, dass Wasserimbibition eine Steigerung des Farbentones bewirke. Ebenso wird angegeben, dass Samenhaare von Asclepias, welche in Alkohol keine Doppelbrechung erkennen lassen, nach dem Auswaschen in Wasser „eine intensiv abweichende“ Farbe zeigen. Die Vermuthung liegt also nahe, dass Hofmeister diese Dinge nicht strenge genug unterschieden habe. Auch klingt es nicht gerade wahrscheinlich, wenn dem Wasser im Vergleich zu Anisöl oder Äther das eine Mal (Haare der Rosenfrucht) eine Steigerung, das andere Mal (Cuticula von *Cereus*) eine Herabsetzung der Interferenzfarbe zugeschrieben wird. Bezüglich der Cuticula ist es überdies schwer verständlich, dass Flüssigkeiten, welche nur in äusserst geringen Mengen in dieselbe eindringen, trotzdem einen so erheblichen Einfluss auf die Interferenzfarbe üben sollen.

Es war unter diesen Umständen nothwendig, die Angaben Hofmeister's durch eigene Beobachtungen zu controliren. Dies geschah der Reihe nach an sämmtlichen von ihm aufgeführten Objecten, und zwar wurde ausser *Cereus peruvianus* noch eine andere Art dieser Gattung und neben der *Rosa villosa* noch eine zweite Rosenspecies zur Untersuchung gezogen. Dabei wurde selbstverständlich immer genau darauf geachtet, dass die zu untersuchenden Objecte während der Behandlung mit verschiedenen Flüssigkeiten keine störenden Torsionen erfuhren und dass immer dieselbe Stelle zur Beobachtung vorlag.

Diese Untersuchungen ergaben nun durchweg negative Resultate: Der Wechsel der Flüssigkeiten bewirkte keine wahrnehmbare Änderung der Interferenzfarbe. Dabei stütze ich mich hauptsächlich auf das Verhalten wirklicher Längsschnitte und Membranflächen, weil die optische Profilansicht cylindrischer Zellen zuweilen von den an der inneren Grenzfläche reflectirten Strahlen beeinflusst wird[1]) und dann leicht zu irrthümlichen Deutungen führt.

Zu bemerken ist allerdings noch, dass das von mir an-

[1]) Eine über der Flamme ausgezogene Capillarröhre zeigt z. B. in Luft deutliche Interferenzfarben, welche von der Reflexion an der inneren Grenzfläche abhängig sind. In Öl verschwinden diese Farben. Vgl. das Capitel Hohlkugel und Hohlcylinder im „Mikroskop“, S. 202, speciell das über die äussere helle Linie Gesagte.

gewandte Beobachtungsverfahren, bestehend in der Einschaltung eines Gypsblättchens zwischen den gekreuzten Nicols, nicht empfindlich genug ist, um geringfügige Farbenänderungen sicher erkennen zu können; allein es ist dasselbe, nach welchem auch Hofmeister seine einschlägigen Beobachtungen anstellte. Überdies giebt er beispielsweise an, dass Blau II zu Blaugrün II gesteigert worden sei, was immerhin eine sehr augenfällige Veränderung ist. Es kann somit nicht zweifelhaft sein, dass die Hofmeister'schen Ergebnisse mit den meinigen im Widerspruch stehen, und ich glaube nicht zu irren, wenn ich jene als unrichtig bezeichne. Welche Fehlerquellen dabei im Spiele sein mögen, vermag ich indessen nicht anzugeben.

Wenn die Imbibitionsflüssigkeit eine beträchtliche Quellung in radialer Richtung oder überhaupt eine erhebliche Volumenzunahme, aber ohne Structuränderung, bewirkt, so liegt die Frage nahe, ob das Auseinanderweichen der festen Theilchen schon an und für sich eine Farbenänderung herbeiführe. Nach allgemeinen Erwägungen kann die Antwort nur bejahend ausfallen und zwar ist mit grosser Wahrscheinlichkeit eine Verminderung des optischen Effectes zu erwarten.

Der Versuch bestätigt diese Erwartung. Soweit die wenigen Objecte, die sich für einschlägige Beobachtungen sowohl im trockenen, wie im wasserdurchtränkten Zustande geeignet erwiesen, in dieser Frage ein Urtheil gestatten, verursacht die Quellung in Wasser stets eine Herabsetzung der Polarisationsfarbe. Ich kann speciell eine widersprechende Angabe von Höhnel's[1]), wonach trockene Bastzellen das Licht weniger stark doppelt brechen als in Wasser liegende, nicht bestätigen.

Ist mit dem Eindringen der Imbibitionsflüssigkeit überdies eine Structuränderung der Substanz verbunden, so übt auch diese, wie sich erwarten lässt, einen unverkennbaren Einfluss auf den optischen Effect. In diesem Falle findet, soviel mir bekannt, ebenfalls eine Herabsetzung des Farbentones statt, vielleicht mit Ausnahmen in Bezug auf den Gesammteffect, aber ausnahmslos bei Reduction auf eine Membranlamelle von

[1]) Bot. Zeitg. 1882, S. 603. Die Versuchsobjecte sind leider nicht näher bezeichnet.

gleicher Dicke. Als Beispiele mögen die folgenden Beobachtungen dienen.

1. Ein halbirtes Stück einer mechanischen Zelle aus dem Stamme von *Ruscus*, deren Poren etwa 35° gegen die Längsrichtung geneigt waren, ergab im Polarisationsmikroskop mit Gypsblättchen Roth I die Additionsfarbe Violettblau II. Nach der Quellung in Natron, wobei die Neigung der Poren sich bis auf etwa 5° verkleinert hatte, erschien die ganze Zelle ebenfalls violettblau, woraus folgt, dass die halbirte eine viel schwächere Wirkung ergeben müsste. Auf Lamellen von gleicher Dicke reducirt, würde der Unterschied noch grösser ausfallen.

2. Ein Haar von einem jungen Weidenblatte *(Salix fragilis)* zeigte in der Flächenansicht mit Gypsblättchen Roth I die Subtractionsfarbe Weissgelb I. Nach Zusatz von concentrirter Schwefelsäure ging diese Farbe in Orange bis Braunorange I über. Der Gesammteffect war also im gequollenen Zustande ein viel geringerer.

3. Eine Bastzelle aus der Rinde von *Ficus Carica* ergab bei gleicher Behandlung eine Verminderung der Subtraction von Bläulichweiss I auf Gelb I, und ähnlich verhielten sich die sämmtlichen Bastzellen dieser Pflanze, welche zur Untersuchung gelangten.

4. Eine Libriformzelle aus dem Holze von *Aesculus Hippocastanum*, deren Poren longitudinal gestellt waren, zeigte ebenfalls ein deutliches Sinken der Polarisationsfarbe in Folge der Quellung in Natron.

5. Eine Bastzelle aus dem Blattstiel von *Anthurium longifolium* verhielt sich ebenso. Hier waren die Poren linksschief gestellt. Die Verkleinerung ihrer Neigung zur Axe in Folge der Quellung würde an und für sich ein Steigen der Polarisationsfarbe herbeiführen; wenn dessenungeachtet ein Sinken eintrat, so ist dies dem Übergewicht der anderweitigen, durch Quellung bewirkten Veränderungen zuzuschreiben.

Im Wesentlichen dieselben Erscheinungen, wenn auch nicht immer mit gleicher Entschiedenheit, beobachtete ich noch hin und wieder. Das entgegengesetzte Verhalten, nämlich eine Verstärkung der Doppelbrechung in Folge der Quellung, ist mir dagegen niemals vorgekommen, und natürlich ebensowenig eine Verminderung derselben durch Eintrocknen.

Diese Wahrnehmung, die zu manchen Angaben von Ebner's über das Verhalten thierischer Objecte in auffallendem Gegensatze steht, bestärkt mich in der schon oben ausgesprochenen Ansicht, dass die vegetabilische Zellmembran in Bezug auf die Anordnung ihrer kleinsten Theilchen nicht mit Knochen, Knorpeln, Linsenkapseln, thierischen Haaren u. s. w. verglichen werden darf. Was für diese letzteren zutreffen mag, ist deshalb für die Cellulosehaut noch keineswegs als erwiesen zu betrachten.

VI.

Innerer Bau der Zellmembran.

Dass die doppelbrechenden Eigenschaften der Membran nicht durch moleculare Spannungen bedingt sein können, ist nach dem früher Gesagten als festgestellt zu betrachten. Solche Spannungen sind entweder nicht vorhanden oder — wenn sie vorhanden sind — sowohl für das Verhalten im polarisirten Licht, wie bei der Quellung irrelevant. Will man daher die Erscheinungen der Doppelbrechung und der Quellung mit dem inneren Bau der Membran in Zusammenhang bringen, so muss die Lagerung der kleinsten Theilchen so gedacht werden, dass dieselbe auch ohne Rücksicht auf etwa vorkommende Spannungen die beobachteten Thatsachen zu erklären gestattet.

Welche Vorstellung entspricht nun dieser Ansicht am besten? Es ist zwar nicht meine Absicht, die Frage nach der Molecularstructur der Membranen bei diesem Anlasse allseitig zu erörtern und die verschiedenen Möglichkeiten, an die man etwa denken könnte, näher zu prüfen; ich kann aber doch eine hierauf bezügliche Specialfrage nicht ganz umgehen, die Frage nämlich, ob die mitgetheilten Thatsachen vielleicht als ergänzende Belege für die Nägeli'sche Micellartheorie gelten können oder ob sie etwa zu Gunsten der Strasburger'schen „Molecularnetze" sprechen[1]).

Die Ansichten älteren Datums, wie z. B. die bereits von Nägeli widerlegte Hypothese der krystallinischen Structur (im Sinne Mohl's) und die in Deutschland von Hofmeister ver-

[1]) Vgl. Strasburger, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, S. 216 ff.

tretene Depolarisationshypothese verdienen kaum noch Berücksichtigung. Es ist klar, dass dieselben den Beobachtungsthatsachen in keiner Weise Genüge leisten[1]). Beide haben meines Erachtens nur noch historisches Interesse.

Was nun die „Molecularnetze“ Strasburger's betrifft, so mag zunächst bemerkt werden, dass sie nicht auf physiologisch-botanischem Boden entstanden sind, sondern der chemischen Litteratur entnommen und ohne viel Umstände auf Membranen und Stärkekörner übertragen wurden. Der Autor stützt sich hauptsächlich auf eine Äusserung Kekulé's, welche folgendermaassen lautet: „Die Hypothese vom chemischen Werthe führt weiter zu der Annahme, dass auch eine beträchtlich grosse Anzahl von Einzelmolekeln sich durch mehrwerthige Atome zu netz-, und wenn man so sagen will, schwammartigen Massen vereinigen können, um so jene der Diffusion widerstrebenden Molecularmassen zu erzeugen, die man nach Graham's Vorschlag als colloidal bezeichnet.“ Ein solches Netzwerk von Molecülen wird nun von Strasburger auch den Membranen und Stärkekörnern zugeschrieben. „Die Substanzmolekeln werden durch chemische Affinität aneinander, die Wassermolekeln durch Capillarität in Maschen gehalten Auch nahmen wir an, dass die Substanzmolekeln sich an bestimmten Stellen ihrer Oberfläche mit Hülfe der mehrwerthigen Atome binden und daher Ketten und Netze bilden; die Wassermolekeln werden aber als solche in die capillaren Hohlräume eingesogen und nur insofern sie in die unmittelbare Nähe der Substanzmolekeln kommen, von diesen nach Art von Molecularadditionen fixirt. Für alle Fälle halten sich bei der Quellung von Anfang an zwei verschiedene Kräfte das Gleichgewicht, die Affinität der Substanzmolekeln und die capillare Anziehung zu Wasser; letztere, nicht das Adhäsionswasser, ist für das Maximum der Quellung maassgebend. Dieses Maximum tritt ein, wenn die Affinität der Substanzmolekeln der capillaren Anziehung zu Wasser das Gleichgewicht hält.“

Wie bereits angedeutet, erscheint hier die Annahme eines Molecularnetzes, in dessen Maschen die Flüssigkeit eindringt, als der eigentliche Kern der Darstellung, welcher im Folgenden kritisch geprüft werden soll. Es dürfte aber doch nicht ganz

[1]) Vgl. hierüber: V. von Ebner, a. a. O., S. 2 ff.

überflüssig sein, auch die specielle Formulirung, in welche der Autor diesen Kern einhüllt, näher ins Auge zu fassen.

Versteht man unter Adhäsionswasser dasjenige, welches „in die unmittelbare Nähe der Substanzmolekeln“ kommt, so ist dasselbe für die Quellung offenbar ausschliesslich oder doch vorzugsweise maassgebend. Denn wie ich bei einer anderen Gelegenheit[1]) gezeigt habe, ist beim Eindringen von Wasser in feine Capillarräume eine Volumvergrösserung des ganzen Systems nur unter der Bedingung möglich, dass die Tragweite der bemerkbaren Anziehung zwischen fester Wandfläche und Wasser grösser ist als der halbe Abstand der opponirten Wände, also in unserem Falle der Molecularbalken. Trifft diese Bedingung nicht zu, so bewirkt das durch Capillaranziehung (Imbibition) aufgenommene Wasser eine Volumverminderung und im Grenzfall gar keine Veränderung.

Wenn sodann im gleichen Satze gesagt wird, es halten sich bei der Quellung von Anfang an zwei verschiedene Kräfte das Gleichgewicht, während die Quellung doch thatsächlich fortschreitet, bis sie ihr Maximum erreicht hat, so liegt hierin ein offenbarer Widerspruch; denn Gleichgewicht und fortschreitende Veränderung schliessen sich aus.

Auch die Gleichgewichtsbedingung für das Maximum der Quellung (am Schlusse des Citates) ist unrichtig. Mit der Capillaranziehung zu Wasser steht nicht „die Affinität der Substanzmolekeln“, sondern die Spannung des Molecularnetzes im Gleichgewicht. Es verhält sich damit genau so, wie bei der Turgescenz der Gewebe. Hier besteht Gleichgewicht zwischen dem hydrostatischen Druck des Zellsaftes und der Spannung, nicht etwa der Cohäsion der Membranen. Die Cohäsion hat für jede Membran einen bestimmten, die Spannung einen variabeln Werth. Dasselbe gilt von den Spannungen im Molecularnetz; sie hängen von der Natur der aufgenommenen Flüssigkeit ab und erreichen z. B. in angesäuertem Wasser einen etwas höheren Werth als in reinem. Die Affinität der Substanzmolecüle dagegen bleibt constant.

Solche Ungenauigkeiten sind nun zwar für unsere Frage von

[1]) Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1886, S. 588; diese Sammlung, S. 238.

nebensächlicher Bedeutung, weil sie, wie gesagt, den Kern der Hypothese unberührt lassen. Dieselben zeigen aber doch, dass der Verfasser es mit dergleichen physikalischen Dingen nicht allzu genau nimmt.

Sehen wir uns jetzt den Kern selber an. Die Quellung soll nach Strasburger dadurch bewirkt werden, dass das Wasser oder eine andere Flüssigkeit in die molecularen Maschen eindringt und „die Substanzmolekeln aus einander drängt“. Allein es wird nicht gesagt, welche Form diese intermolecularen Maschen besitzen und wie sich dieselbe in Folge der Quellung verändert. Nur in Bezug auf die Stärkekörner findet sich auf S. 230 eine zwar nicht präcise, aber doch einigermaassen orientirende Andeutung. Es heisst da: „Man könnte sich z. B. in dem concreten Falle der Stärkekörner denken, dass dort die Maschen in radialer Richtung gestreckt sind und während der Quellung bei andauernder Volumenzunahme mehr oder weniger isodiametrisch werden, und dass daher die Lamellen nur tangentiale Volumenzunahme zeigen. Ähnlich lassen sich die aus den Quellungsrichtungen und Quellungsgrössen erschlossenen Maschenbilder auch für die einzelnen Zellhäute construiren.“

Man hätte sich hiernach verlängerte Maschen vorzustellen, welche sich beim Quellen in der Querrichtung erweitern, ohne sich in der Längsrichtung zu verkürzen. Wie aber eine solche Formveränderung möglich sein soll und ob die etwaigen Bedingungen der Verwirklichung in Zellhäuten und Stärkekörnern jemals gegeben sind, darüber sagt Strasburger kein Wort. Es ist indessen klar, dass solche Bedingungen im Allgemeinen unmöglich realisirt sein können; denn jede verlängerte Masche, welche in der Querrichtung erweitert wird, erfährt dabei eine Verkürzung. Es fehlt auch nicht an Beispielen, welche diesen Vorgang in grösserem Maassstab veranschaulichen. Ich erinnere z. B. an jene Wurzelrinden, deren Zellen bei steigendem Turgor sich tonnenförmig ausbauchen und dabei in der Längsrichtung verkürzen, was natürlich eine Verkürzung der ganzen Wurzel zur Folge hat. Auch das Schwellgewebe der Balsaminenfrucht contrahirt sich in Folge einer analogen Formveränderung. Dabei ist es vollkommen gleichgültig, ob das feste Gerüste, welches der Wasser einsaugenden Kraft Widerstand leistet, aus geschlossenen Blasen oder aus einem offenen Balkenwerk besteht.

Wenn daher die Stärkekörner, wie Strasburger annimmt, ein Molecularnetz mit radial verlängerten Maschen besitzen, so müssen die einzelnen Schichten (Lamellen) durch Wasseraufnahme dünner werden, was bei einem isolirten Octanten oder sonst einem passenden Theilstück nothwendig eine radiale Contraction des ganzen Systems zur Folge hätte. Aus denselben Gründen würde sich jede Bastfaser mit axil verlängerten Maschen beim Befeuchten etwas verkürzen und beim Austrocknen wieder verlängern.

Mit dieser unvermeidlichen Schlussfolgerung stimmt nun aber das thatsächliche Verhalten der Stärkekörner und Zellhäute nicht überein. Statt einer Contraction beobachtet man bei der Wasseraufnahme stets eine Expansion und ebenso auch bei stärkerer Quellung, so lange keine Structuränderung stattfindet. Dies lässt sich an Fasern von genügender Länge mit Hülfe des Kathetometers leicht und sicher constatiren (vgl. S. 668; diese Sammlung, S. 330), und diese eine Thatsache würde genügen, um die Hypothese der netzförmigen Verkettungen zu widerlegen.

Aber auch die Quellung mit Structuränderung wird durch die Strasburger'schen Molecularnetze nicht erklärt. Denn da das Wasser in Wirklichkeit keine Verkürzungen herbeiführt, wie sie eine Erweiterung der Maschen in der Querrichtung bedingen würde, so wäre zu erwarten, dass stärkere Quellungsmittel sich ebenso verhalten, d. h. dass sie zwar grössere, aber doch nach allen Richtungen gleichsinnige Dimensionsänderungen verursachen. Das ist nun aber nicht der Fall; die Verkürzung in der Längsrichtung ist in zahlreichen Fällen eine unzweifelhafte Thatsache. An eine Sprengung der Maschen ist dabei nicht zu denken, da dieselbe von Strasburger als Übergang zur Lösung gedeutet wird. Was geht also vor? Hierauf eine Antwort zu geben, mag dem Autor überlassen bleiben.

Wollte man trotzdem die beobachteten Verkürzungen durch Formveränderung der Maschen zu erklären versuchen, so müsste dieser Versuch an der Thatsache scheitern, dass diese Verkürzungen mit Ausnahme von *Caulerpa* nur auf eine Richtung und zwar gewöhnlich auf die Längsrichtung beschränkt sind, während man sich doch die molecularen Maschen der Zellhäute in der Regel auch in tangentialer Richtung verlängert zu denken hätte. Das Streben dieser Maschen nach isodiametrischer Form würde also

auch eine Verkleinerung des Umfanges und somit Verkürzung nach zwei Richtungen bedingen.

Ausser den Quellungserscheinungen ist auch das Verhalten der meisten Zellhäute im polarisirten Licht mit der Annahme von Molecularmaschen nicht wohl vereinbar. Solche Maschen müssten sich doch bei Anwendung eines mechanischen Zuges mehr oder weniger strecken, wobei die etwas schief gestellten Balken des Netzwerkes der Zugrichtung sich nähern würden. Vorausgesetzt also, dass die längs verlaufenden Balken der Molecularmaschen in der Diagonalstellung des Objectes optisch am stärksten wirken, müsste als nothwendige Folge des mechanischen Zuges eine Steigerung der Polarisationsfarbe eintreten. Die früher mitgetheilten Versuche beweisen jedoch, dass eine solche bei den Faserzellen von normaler Dehnbarkeit (Bast, Libriform u. s. w.) nicht stattfindet.

Die Hypothese der Molecularnetze ist hiernach schlechterdings unbefriedigend. Dagegen bietet die Annahme von Micellen und Micellverbänden im Sinne Nägeli's[1]) wenigstens die Möglichkeit, auch diejenigen Erscheinungen zu erklären, auf welche Nägeli selbst nicht näher eingeht, wie z. B. die Verkürzungen der Zellen mit longitudinalen Poren bei starker Quellung. Man braucht nur anzunehmen, die länglichen Micelle oder fibrillenartigen Micellverbände zerfallen unter dem Einfluss starker Quellungsmittel in kleinere, namentlich kürzere Theilstücke, welche sodann in der Längsrichtung mit ihren Enden aneinander vorbeigleiten und eben dadurch die in Rede stehende Verkürzung bewirken. Dieses Ineinandergleiten der Theilstücke kann beispielsweise dadurch bedingt sein, dass zwischen den dünneren Stellen der fibrillenförmigen Micellverbände etwas grössere moleculare Zwischenräume vorkommen, welche mit Capillarwasser (nicht mit Adhäsionswasser) erfüllt sind. Die benachbarten Micelle würden alsdann mit ihren frei gewordenen dünneren Enden gleichsam in dieses Capillarwasser hineinsinken, bis sie auf Adhäsionswasser stossen. Kleinere oder grössere Drehungen mögen hierbei ebenfalls stattfinden.

Bezüglich der Polarisationsfarben habe ich nur zu bemerken, dass die Unempfindlichkeit der gewöhnlichen Bastzellen gegen

[1]) C. von Nägeli, Theorie der Gährung, 1879, S. 121 ff.

Zug unter allen Umständen eine auffallende Thatsache ist. Jeder Theorie wird dadurch die Annahme aufgedrängt, dass der mechanische Zug auf diejenigen Zustände, von welchen die Doppelbrechung abhängt, ohne wesentlichen Einfluss sei. Aber nur die Micellartheorie darf sich eine solche Annahme erlauben, ohne mit den Quellungserscheinungen in Conflict zu kommen.

Im Übrigen setzt die Doppelbrechung für sich allein weder Micelle noch Molecularnetze, überhaupt keinen bestimmten inneren Bau, sondern nur eine Verschiedenheit der Anordnung nach Richtungen voraus. Die Annahme von Micellen wird jedoch für die vegetabilische Zellhaut durch die Thatsache nahe gelegt, dass ein Zerreissen derselben gewöhnlich schon stattfindet, bevor der Zug eine Steigerung der Polarisationsfarbe bewirkt hat. Bei Glasstäben, Schellackfäden, Kautschuklamellen u. s. w. kommt dergleichen nicht vor. Giebt man aber die Wahrscheinlichkeit einer solchen Annahme zu, dann lässt sich kaum etwas anderes erwarten, als dass die Micelle in der Regel anisotrop sein werden.

Was nun noch die in höherem Grade dehnbaren Zellhäute betrifft, welche auf Zug optisch reagiren (Birkenkork, *Nitella* u. s. w.), so bin ich geneigt, hier eine netzförmige Verkettung von Micellverbänden anzunehmen, wie sie auch Nägeli für gewisse Fälle vorausgesetzt hat.

XIV.

Zur Doppelbrechung vegetabilischer Objecte.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1889, S. 233—244.

1. Kirschgummi und Traganth.

In einer Mittheilung über das optisch-anomale Verhalten des Kirschgummis und des Traganthes macht mir V. von Ebner[1]) den Vorwurf, ich habe in meiner Abhandlung[2]) über Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen eine „principiell wichtige Thatsache geleugnet, die Thatsache nämlich, dass es Körper giebt, welche gegen Druck und Zug entgegengesetzt reagiren, wie Glas". Der Autor weist sodann auf die bekannten Versuche von Mach[3]) mit syrupartiger Metaphosphorsäure und auf das von ihm selbst beobachtete Verhalten von Kirsch- und Traganthgummi hin und schliesst hieran die Bemerkung, ich suche diese Beobachtungen „in anderer Weise zu deuten".

Es könnte nach diesen einleitenden Worten V. von Ebner's zweifelhaft erscheinen, ob die von mir erhobenen Einwände, betreffend das Verhalten von Kirsch- und Traganthgummi, sich auf das Gebiet der Thatsachen, d. h. auf das unmittelbare Ergebniss der Beobachtung beziehen, oder ob ich bloss in der Deutung von Thatsachen, die ich anerkenne, eine abweichende Ansicht vertrete. Um diese Unklarheit zu beseitigen, bemerke ich ausdrücklich, dass ich die Richtigkeit der von Ebner'schen Beobachtungen nicht bestritten und nur in Bezug auf die daran geknüpften Schlussfolgerungen mich ablehnend geäussert habe. Der Gegensatz, der zwischen unseren Auffassungen besteht, lässt sich in Kürze folgendermaassen formuliren.

[1]) Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. XCVII, Abth. II (1888), S. 39.

[2]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1887, S. 659; diese Sammlung, S. 319.

[3]) Optisch-akustische Versuche, Prag 1873, S. 28.

V. von Ebner bringt das optische Verhalten von Kirsch- und Traganthgummi in Beziehung zu den Neumann'schen Gleichungen für das „Elasticitätsellipsoid des Druckes“. Er nimmt an, dass die Grösse $p - q$, welche für Glas positiv ist, bei den genannten Gummiarten einen negativen Werth besitze. Demgemäss wären hier die Veränderungen, welche das Elasticitätsellipsoid durch Zug und Druck erfährt, den entsprechenden des Glases entgegengesetzt: statt Verlängerung würde Verkürzung eintreten und umgekehrt. Die von Nägeli und mir angenommene Orientirung des Elasticitätsellipsoids könnte unter solchen Umständen „leicht zu grossen Verwirrungen führen“.

Nach meiner Auffassung dagegen steht das anomale Verhalten von Kirsch- und Traganthgummi mit den Neumann'schen Gleichungen in keinem Zusammenhang. Diese Gleichungen beziehen sich nur auf feste Körper, deren Theilchen in der Druckrichtung sich nähern und in der Zugrichtung von einander entfernen, nicht auf Flüssigkeiten und Schleime, welche den hydrostatischen Gesetzen unterworfen sind. Wenn schleimige Substanzen in Folge mechanischer Eingriffe Doppelbrechung zeigen, so rührt dies daher, dass sie aus anisotropen Micellen oder Micellverbänden bestehen, die sich alsdann in bestimmter Weise orientiren, während vorher alle möglichen Richtungen ungefähr gleich stark vertreten waren. Zieht man z. B. zähflüssiges Gummi in dünne Fäden aus, so orientiren sich die erwähnten anisotropen Einheiten voraussichtlich immer in der Art, dass ihre Längsrichtung mit derjenigen des Fadens zusammenfällt, und der optische Effect, den wir beobachten, hängt alsdann einzig und allein davon ab, ob die wirksamen Elasticitätsellipsen der Micelle ebenfalls längs oder aber quer orientirt sind.

Hierbei ist es natürlich gleichgültig, ob die anisotropen Micellverbände stellenweise noch ihre ursprüngliche Lagerung zeigen und als gequollene Membranstücke zur mikroskopischen Wahrnehmung gelangen, wie beim Traganth, oder ob sie vollständig von einander getrennt und mikroskopisch unsichtbar sind, wie bei manchen anderen Gummiarten. Der homogenste Gummischleim, wie er durch Filtration gewonnen wird, fordert ebenso wie der weniger homogene die Annahme anisotroper Theilchen, deren Orientirung das optische Verhalten bedingt.

Damit glaube ich die principielle Differenz in der Deutung der Beobachtungsthatsachen mit ausreichender Bestimmtheit hervorgehoben und bezüglich meiner eigenen Auffassung die Lücke ausgefüllt zu haben, welche in meiner oben citirten Arbeit — wegen der Kürze der betreffenden Notiz — zwischen den „gequollenen Schichtencomplexen" des Traganths und den unsichtbaren Micellen des Kirschgummis oder den krystallinischen Verunreinigungen (?) der syrupartigen Phosphorsäure, mit welcher Mach experimentirte, offen gelassen war.

Ich wende mich jetzt zu den Beobachtungen und Erwägungen, welche mir geeignet erscheinen, die Richtigkeit meiner Auffassung zu erhärten. Zunächst muss ich meine frühere Angabe, dass die Elasticitätsellipse (im Sinne Nägeli's) beim Traganth quer zu den Schichten orientirt sei, entgegen der widersprechenden Behauptung von Ebner's[1]) aufrecht erhalten. Ich habe diesen Punkt wiederholt geprüft und erachte einen Irrthum für ausgeschlossen. Wenn sich also die gequollenen Schichten parallel zur Zugrichtung stellen, so kommt die wirksame Elasticitätsellipse quer zu liegen, und diese nämliche Lage zeigt sie auch im filtrirten, zu Fäden ausgezogenen Schleim. Daher der bekannte optische Effect.

Sodann betrachte ich den Versuch mit Membranen von Kirschgummi, auf welchen V. von Ebner ein so grosses Gewicht legt, nicht als beweiskräftig. Wie wurde dieser Versuch angestellt? Trockene Membranen von Kirschgummi wurden in einem Gemisch von etwa 3 Theilen Alkohol (95 Procent) und 1 Theil Wasser 24 Stunden oder länger liegen gelassen; sie erfuhren dabei eine beschränkte Quellung, wurden etwas erweicht und elastisch biegsam, ohne sich aufzulösen, und in diesem Zustande reagirten sie „ausgezeichnet anomal auf Zug". Wem drängt sich hierbei nicht unwillkürlich die Frage auf, ob solche weich gewordene Membranen noch zu den festen Körpern zählen? Die Antwort kann, wie ich in Folgendem darlegen werde, nur eine verneinende sein. Noch bevor ich selbst dazu kam, diese Frage experimentell zu prüfen, lernte ich hierauf bezügliche, wie ich glaube entscheidende Versuche kennen, welche

[1]) Über das optisch-anomale Verhalten des Kirschgummis und des Traganthes u. s. w. A. a. O., S. 11 (49).

Hr. Dr. Ambronn, Docent der Botanik in Leipzig, ausgeführt hatte und die er mir in meinem Institut vordemonstrirte[1]). Hiernach verhält sich das vollkommen trockene Kirschgummi, wie übrigens von Ebner selbst hervorhebt, wie Glas. Auch das begrenzt gequollene reagirt im ersten Augenblick, wenn der Druck rasch zur Wirkung kommt, ganz normal, also ebenfalls wie Glas; allein die beobachtete Farbe bleibt nicht erhalten, sondern geht durch das Roth I des Gypsplättchens langsam in die entgegengesetzte über. War es anfangs Blau II, so ist es später Orange oder Gelb I, und umgekehrt. Ein solches Verhalten ist meines Erachtens nur durch die Annahme erklärbar, dass im ersten Moment auch das weiche Kirschgummi, ganz so wie das trockene, eine wirkliche Compression in der Druckrichtung erfahre und demgemäss reagire, dass aber dann sofort eine Ausgleichung der eingetretenen Spannung nach allen Richtungen stattfinde, wobei die anisotropen Theilchen sich drehen und einer bestimmten Orientirung zustreben. Selbstverständlich vollzieht sich diese Bewegung um so langsamer, je geringer die Plasticität der gegebenen Membran; es kann mehrere Minuten dauern, bis ein definitiver Gleichgewichtszustand erreicht ist.

Dieses Experiment lässt sich in verschiedenen Stadien der Austrocknung leicht und sicher wiederholen. Man beobachtet dabei die entsprechenden Abstufungen bezüglich der Geschwindigkeit der so eben erwähnten Farbenänderung. Nach einem Zustand jedoch, wie ihn von Ebner aus theoretischen Gründen zwischen den festen und den zähflüssigen einschalten möchte, nach einer Aggregatform nämlich, welche sich gegen Druck und Zug indifferent verhielte, wird der Beobachter vergeblich suchen. Und da eine solche Aggregatform nicht existirt, so können auch die Voraussetzungen, aus denen ihr Vorhandensein gefolgert wurde, kein Vertrauen einflössen.

In dritter Linie erinnere ich daran, dass Fäden aus Kirschgummi schon im flüssigen Zustande, nicht erst beim Eintrocknen, Doppelbrechung zeigen. Von Spannungen in einer bestimmten Richtung, durch welche die Anisotropie bedingt würde, kann nun

[1]) Eine hierauf bezügliche Mittheilung Ambronn's ist seitdem in den Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1889, S. 103 erschienen.

aber bei Flüssigkeiten nicht die Rede sein, wenigstens nicht für eine längere Dauer. Wenn solche Spannungen auch durch plötzliche Eingriffe erzeugt werden können, so müsste doch gleich darauf eine vollständige Ausgleichung stattfinden. Die Doppelbrechung flüssiger Gummifäden kann also nicht wohl auf bleibende Druck- oder Zugspannungen zurückgeführt werden; es müssen hier nothwendig andere Momente den Ausschlag geben. Ich wüsste nun nicht, welche Annahme neben derjenigen anisotroper Theilchen, die sich in bestimmter Weise orientiren, noch ernstlich in Betracht kommen könnte.

Dass Glasfäden, Barometerröhren u. dgl. in der Regel ebenfalls doppelbrechend sind, obschon wir keine Veranlassung haben, denselben eine micellare Structur zuzuschreiben, darf nicht etwa als widersprechende Thatsache angeführt werden. Denn offenbar kommt hier die Doppelbrechung dadurch zu Stande, dass das Glas noch in einem sehr zähflüssigen, halbfesten Zustande dem Zuge unterworfen und deshalb bei der Abkühlung gespannt bleibt. Zieht man Röhren aus leichtflüssigem Glase und sorgt für langsame Abkühlung, so bleiben sie isotrop, weil in diesem Falle etwaige Spannungen sich ausgleichen.

Als weitere, wenn auch indirecte Belege zu Gunsten meiner Auffassung dürfen die Beobachtungen bezeichnet werden, welche das optische Verhalten verkorkter Membranen und die Herstellung homogener doppelbrechender Überzüge durch Aufstreichen krystallinischer Substanzen auf Glas betreffen[1]). Ich habe einige dieser Versuche wiederholt und kann mich für den vorliegenden Zweck darauf beschränken, über Selbstgesehenes zu referiren.

Es ist bekannt, dass die verkorkten Zellhäute sich auf Durchschnitten optisch entgegengesetzt verhalten wie gewöhnliche Cellulosemembranen. Man weiss ferner, dass in solchen Zellhäuten fett- oder wachsartige Körper eingelagert sind, welche bei etwa 70—80° C. schmelzen. Erwärmt man nun einen Querschnitt durch eine dicke Cuticula oder durch geeignete Korkhäute bis zur Siedehitze und bringt das Präparat sofort unter das Mikroskop, so verhält sich dasselbe eine Zeit lang neutral;

[1]) Vgl. H. Ambronn, Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1888, S. 226, wo sich auch hierauf bezügliche Litteraturangaben finden.

aber mit dem allmählichen Sinken der Temperatur tritt die bekannte Reaction wieder hervor. Es ergiebt sich hieraus, dass das optische Verhalten der verkorkten Membranen von den fett- oder wachsartigen Einlagerungen herrührt, welche bei gewöhnlicher Temperatur in krystallinischer Form, mit gleichsinniger Orientirung der kleinsten Theilchen, vorhanden sind, beim Erhitzen aber in den flüssigen Aggregatzustand übergehen und damit ihre doppelbrechenden Eigenschaften verlieren. Wir haben es in diesem Falle mit einem Object zu thun, welches ebenso homogen erscheint wie filtrirtes Kirschgummi, dessen Verhalten im polarisirten Licht aber zweifellos durch anisotrope, mikroskopisch nicht wahrnehmbare Theilchen bedingt wird.

Zu demselben Resultat führen auch die Streichversuche mit Wachs, Paraffin, Stearin u. dgl. Erwärmt man z. B. etwas Wachs auf dem Objectträger und breitet die geschmolzene Masse zu einer dünnen Schicht aus, so erhält man beim Erkalten zahlreiche nadelförmige Krystalle, deren Elasticitätsellipse quer zur Längsrichtung gestellt ist. Fährt man nun mit einem prismatischen Bleistift, dessen kurze Endkante man schwach auf den Objectträger drückt, oder mit irgend einem andern geeigneten Gegenstand über die Krystalle, so entsteht eine dünne, stellenweise ganz homogen aussehende Schicht von Wachs, welche deutliche Doppelbrechung zeigt. Dabei ist die wirksame Elasticitätsellipse parallel zur Streichrichtung orientirt.

An den Stellen, wo bei meinen Versuchen der Stift aufgesetzt wurde, waren nun häufig noch Übergangsstadien vorhanden, aus welchen sich ergab, dass die Krystalle selbst und ebenso die noch wahrnehmbaren Theile derselben sich quer zur Streichrichtung gestellt hatten; die Lage ihrer Elasticitätsellipsen war also genau dieselbe, wie in der homogenen Schicht, d. h. parallel zur Streichrichtung.

Führt man jetzt das nämliche Experiment mit irgend einer anderen Substanz aus, deren Krystalle zwar ähnliche Formen, aber eine longitudinal (nicht quer) orientirte Elasticitätsellipse aufweisen, so erzeugt die durch Aufstreichen erhaltene Schicht die entgegengesetzten Polarisationsfarben. Der Character dieser Farben hängt also nicht von der mechanischen Wirkung des Streichens, sondern einzig und allein von der Stellung der wirk-

samen Elasticitätsellipse in den Krystallen und den daraus hervorgehenden, zuletzt nicht mehr sichtbaren Theilchen ab.

Die wachs- und fettartigen Substanzen gehören demnach, wie aus dem Vorhergehenden gefolgert werden muss, mit den Gummiarten zu der ansehnlichen Gruppe von Körpern, welche im weichen bis halbfesten Zustande in Folge mechanischer Eingriffe Doppelbrechung zeigen, wobei jedoch der optisch positive oder negative Character der Interferenzfarben nicht durch Compression oder Dilatation, sondern durch die gleichsinnige Orientirung anisotroper Theilchen bedingt wird.

Endlich sei es mir gestattet, nochmals darauf hinzuweisen, dass alle bis dahin untersuchten festen Körper, deren optische Reaction auf Zug und Druck zweifellos und hinsichtlich ihres Characters durch einwurfsfreie Beobachtungen festgestellt ist, sich dem Spiegelglas anschliessen. Hierzu bemerke ich noch, dass ich seit dem Erscheinen meiner Arbeit „über Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen“ auch die Mittheilungen von Bücking[1]) über das Verhalten der Krystalle im gespannten Zustande durchgesehen und mich dabei überzeugt habe, dass dieselben ebenfalls — soweit unzweideutige Beobachtungen vorliegen — wie Spiegelglas reagiren. Unter solchen Umständen glaube ich berechtigt zu sein, meine früher ausgesprochene Ansicht, die Orientirung des Elasticitätsellipsoids betreffend, mit allem Nachdruck aufrecht zu halten und die Bedenken von Ebner's auch seiner neuesten Mittheilung gegenüber als unbegründet zu bezeichnen.

2. Bastzellen.

Auch in Bezug auf das optische Verhalten der Bastfasern sehe ich mich veranlasst, den Erklärungsversuchen von Ebner's entgegen zu treten. Ich hatte in Übereinstimmung mit Nägeli gefunden, dass bei der Dehnung von typischen Bastzellen im imbibirten Zustande eine Änderung der Polarisationsfarbe nicht zu beobachten ist, und aus dieser Thatsache die Unveränderlichkeit der optischen Constanten gefolgert. V. von Ebner sucht dagegen zu zeigen, dass die Bastfasern in Folge des Zuges an

[1]) Zeitschrift f. Krystallographie, 1883, Bd. VII, S. 555.

Dicke abnehmen und dass diese Dickenänderung ausreiche, um die durch Spannung bewirkte Steigerung der Doppelbrechung zu compensiren. Was an optischer Wirkung durch Dilatation thatsächlich gewonnen würde, ginge durch die Quercontraction der gespannten Fasern wieder verloren. Diese Annahme hält von Ebner für geeignet, die von mir erhaltenen negativen Resultate der Dehnungsversuche „ganz ungezwungen zu erklären".

Über die nach dieser Seite speciell geprüften Leinenfasern wird sodann das Folgende mitgetheilt. „Es fand sich — bei verschiedenen Fasern — Roth I. O. bei einer Dicke zwischen 0,006—0,010 Mm. Legen wir die Zahl 0,010 zu Grunde, so ergäbe sich für Licht von der Wellenlänge, welches im Roth I. O. ausgelöscht ist, die Differenz der Brechungsquotienten = 0,0500, also eine starke Doppelbrechung, welche z. B. jene des Quarzes um mehr als fünfmal übertrifft. Nehmen wir nun an, die Faser werde ohne Änderung der Interferenzfarbe um 4 Procent gedehnt, so vermindert sich die Dicke um 1 Procent, wenn man mit Poisson die Quercontraction bei der Dehnung gleich einem Viertel der procentischen Längenzunahme setzt. Mithin zeigt die Faser nun Roth I. O. bei 0,0099 mm Dicke, woraus sich die Differenz der Brechungsquotienten mit 0,0505 ergiebt, daher eine Zunahme der Differenz um 0,0005. Eine Differenz der Brechungsquotienten von 0,0005, an einer isotropen Substanz durch Spannung entstanden, würde aber genügen, um an einer 1 mm dicken Schicht bereits die Farbe Roth I. O. hervorzurufen, also eine Doppelbrechung, die bereits sehr auffällig wäre. Die von Schwendener so sehr betonte Thatsache, dass Bastfasern auch bei stärkster Dehnung ihre Interferenzfarbe nicht ändern, beweist also gerade das Gegentheil von dem, was scheinbar bei ausschliesslicher Beachtung der Interferenzfarbe daraus gefolgert werden könnte."

Mit dieser Darlegung bin ich nun freilich nicht einverstanden. Meines Erachtens befindet sich V. von Ebner vollständig im Irrthum, wenn er damit bewiesen zu haben glaubt, dass bei der Leinenfaser die angenommene Verminderung der Dicke um 1 Procent einen merklichen Einfluss auf die Interferenzfarbe üben könne. Um eine sichere Grundlage zu gewinnen, ist doch wohl erforderlich, diesen Einfluss direct zu bestimmen,

statt ihn aus dem Verhalten einer isotropen Substanz von hundertfacher Dicke, welche durch Spannung doppelbrechend geworden, abzuleiten. Die richtige Fragestellung ist deshalb unter den gegebenen Voraussetzungen folgende: Angenommen, eine Leinenfaser von 10 Mik. Durchmesser rufe bei gekreuzten Nicols die Interferenzfarbe Roth I. hervor, welche Farbenänderung tritt ein, wenn durch mechanische Eingriffe eine Verkleinerung des Durchmessers um 1 Procent, also im concreten Falle um 0,1 Mikromillimeter bewirkt wird?

Um diese Frage zu beantworten, mögen die an Gypsplättchen gemachten Beobachtungen als Ausgangspunkte dienen. Hat ein solches Plättchen eine Dicke von 7—8 Mik., so giebt es bei gekreuzten Nicols, wie ich mich direct überzeugt habe, die Polarisationsfarbe Grau I. Übereinandergelegt erzeugen 6 dieser Plättchen Roth I, d. h. die Farbe unserer Leinenfaser. Wenn nun aber eine 10 Mik. dicke Leinenfaser denselben optischen Effect hervorruft wie 6 Gypsplättchen Grau I, so entspricht eine Leinfaserschicht von 0,1 Mik. dem hundertsten Theil dieser 6 Gypsplättchen, folglich 0,06 eines Plättchens Grau I, was ungefähr einen halben Mikromillimeter in Gyps ausmacht. Dass eine so geringfügige Dickenabnahme für unser Auge absolut wirkungslos ist, geht schon aus dem Umstande hervor, dass die käuflichen Gypsplättchen Roth I, Blau II u. s. w. in der Dicke nicht selten um 4—5 Mik. differiren, und zwar sowohl unter sich, als an verschiedenen Stellen desselben Plättchens.

Zu demselben Resultat führt übrigens auch die Vergleichung mit der isotropen Substanz von 1 mm Dicke, welche im gespannten Zustande Roth I giebt; nur darf hierbei die hundert Mal grössere Mächtigkeit der optisch wirksamen Schicht nicht ausser Acht gelassen werden. Nimmt die letztere um 1 Procent, also um 10 Mik. ab oder zu, so ist die dadurch bewirkte Farbenänderung wiederum gleich dem Effect eines Gypsplättchens von etwa 0,44—0,48 Mik. Dicke, also für unsere Wahrnehmung gleich Null.

Übrigens sei nachträglich noch bemerkt, dass die Verlängerung der Bastfasern in Folge der Zugspannung mit 4 Procent zu hoch angesetzt ist; sie beträgt in Wirklichkeit nur 1—2 Procent. Über die damit verbundene Quercontraction

sind allerdings zuverlässige Messungen bis dahin nicht ausgeführt worden, doch dürfte die Annahme einer Verkleinerung des Durchmessers um 1 Procent ebenfalls zu hoch gegriffen sein. Da indess eine etwaige Correctur dieser Grössen in der Hauptsache nichts zu ändern vermag, so wäre es für den vorliegenden Zweck vergebliche Mühe, genauere Ziffern herausrechnen zu wollen. Die in Rede stehende Dickenabnahme hat unter allen Umständen keinen bemerkbaren Einfluss auf die Interferenzfarbe.

3. Parenchymzellen.

Ich benutze diesen Anlass, um gleichzeitig noch einem anderen Autor gegenüber meinen Standpunkt zu wahren. In einer vor Kurzem erschienenen Abhandlung „über den Bau der Commissuren der Equisetenscheiden“ von Carl Müller[1]) wird nämlich der Versuch gemacht, das Verhalten der Scheiden im polarisirten Licht zu Gunsten der Ansicht zu verwerthen: es sei die Doppelbrechung der einzelnen Zellen eine Folge von wirksam gewesenen Zugspannungen, deren Richtung mit derjenigen der grössten Längsstreckung zusammenfalle.

Diese Scheidenzellen bilden nämlich auffallend regelmässige Curvensysteme, welche eine gewisse äussere Ähnlichkeit mit Kettenlinien zeigen und vom Verfasser auch als solche gedeutet werden.

Es mag nun ganz dahingestellt bleiben, ob diese Deutung richtig oder unrichtig sei; ich bemerke nur, dass ihre Richtigkeit durch die Erörterungen, welche der optischen Betrachtung im Capitel VII vorausgehen, jedenfalls nicht erwiesen ist. Es hätte doch vor Allem gezeigt werden müssen, dass die betreffenden Zellen in irgend einem Stadium ihrer Entwicklung einem wirklichen Zug ausgesetzt sind und folglich nach Beseitigung desselben sich mehr oder weniger verkürzen. Von derartigen Versuchen ist indessen in der citirten Abhandlung nicht die Rede, und so mochte dem Verfasser selbst die von ihm gegebene Begründung unzulänglich erscheinen. Er wandte sich deshalb noch zu Beobachtungen im polarisirten Licht, um wo möglich

[1]) Pringsheim's Jahrb., Bd. XIX (1888), S. 497.

auf diesem Wege seine Beweisführung zu vervollständigen. Sehen wir zu, wie er dabei zu Werke ging.

Carl Müller erinnert zunächst (S. 544) an die hierauf bezüglichen Veröffentlichungen von N. J. C. Müller, Wiesner, Strasburger, von Höhnel, Victor von Ebner und besonders an die neuesten Mittheilungen über den Gegenstand von A. Zimmermann, in der Meinung, diese Veröffentlichungen machen es „höchst wahrscheinlich, dass bei der optischen Reaction der Zellmembranen auch Spannungsverhältnisse eine bedeutende Rolle spielen können". Was sind das nun aber für Spannungsverhältnisse, die man sich nach den genannten Autoren vorzustellen hätte? Es sind darunter sehr verschiedenartige, die wenig mit einander gemein haben, zum Theil sogar sich gegenseitig ausschliessen. N. J. C. Müller[1]) setzt vorübergehende Spannungen voraus, welche nur bis zum Erstarren der zähflüssig gedachten Membranogene von Einfluss sind. Es war ihm nämlich gelungen, auf künstlichem Wege Häute und Fäden aus Gelatine, Gummi und dergleichen herzustellen, deren optisches Verhalten den wirksam gewesenen Druck-, Zug- oder Torsionskräften entsprach, und er glaubte hieraus den Schluss ziehen zu dürfen, dass auch umgekehrt jede verlängerte Zelle eine Dehnung durch Zug, jede schraubenlinig gestreifte Bastfaser eine wirkliche Torsion erfahren habe. Das war aber offenbar ein Fehlschuss, einmal in logischer Hinsicht, weil es doch unzweifelhaft Objecte giebt, die z. B. anscheinend gedreht sind (wie die Baumstämme mit schiefem Faserverlauf, die gedrehten Säulen der Architektur u. a. m.), ohne dass eine wirkliche Torsion stattgefunden hätte, und zweitens auch darum, weil thatsächlich bei vegetabilischen Zellen, so lange sie noch einem lebenden Organ angehören, dergleichen Torsionen nicht möglich und weil auch Streckungen durch Zug in zahlreichen Fällen absolut ausgeschlossen sind.

Strasburger[2]) und von Höhnel[3]) nehmen dagegen bleibende „moleculare Spannungen" an, von denen man freilich — wenigstens soweit die Gegenspannungen fehlen — behaupten

[1]) Pringsheim's Jahrb., Bd. XVII (1886), S. 1 ff.

[2]) Bau und Wachsthum der Zellhäute, 1882.

[3]) Bot. Zeitg. 1882.

darf, dass sie nicht einmal in Gedanken construirbar sind. Auch Victor von Ebner[1]) und A. Zimmermann[2]) beschäftigen sich in erster Linie mit anders gearteten Spannungen, nämlich nicht mit wirksam gewesenen, sondern mit solchen, welche unter den Augen des Beobachters mittels eines Dehnungsapparates herbeigeführt wurden. Überdies waren die zur Untersuchung gewählten (vegetabilischen) Objecte vorwiegend feste Körper, d. h. vollständig ausgebildete Zellen oder Zellcomplexe, meist mit verdickten Membranen. Es ist zweifellos, dass die in solcher Weise bewirkten Dehnungen in gewissen Fällen die ursprüngliche Doppelbrechung der Zellhäute beeinflussen, woraus aber nicht gefolgert werden darf, dass auch die Anisotropie der ungespannten Membran durch vorhanden gewesene Spannungen erzeugt sei; denn die Pflanze verfügt noch über andere Mittel.

Wiesner endlich hebt in der citirten Anmerkung[3]) bloss hervor, dass auch völlig amorphe Substanzen, wie arabisches Gummi, Kautschuk u. s. w. doppelbrechend sein können, und fügt sodann noch hinzu: „Hier liegen gewiss keine krystallisirten Körper vor, die Doppelbrechung beruht hier auf Spannungsunterschieden. Solche Spannungsunterschiede sind aber zweifellos in den Zellmembranen vorhanden“. Es wird aber nicht gesagt, wie man sich dieselben vorzustellen habe.

Von diesen verschiedenen Spannungen hat nun Carl Müller[4]) für seine Equisetenscheiden diejenigen ausgewählt, welche ein während der Entwicklungsperiode wirksam gewesener Zug verursacht haben soll, also Spannungen im Sinne N. J. C. Müller's. Die Richtung des vorausgesetzten Zuges wäre natürlich in jedem Punkte der Kettenlinien mit derjenigen der Tangente parallel gegangen; daher die Verlängerung der Zellen in dieser Richtung, daher auch die übereinstimmende Orientirung der Elasticitätsellipsen.

Hierbei ist jedoch ein wesentlicher Punkt gar nicht in Betracht gezogen, nämlich die unabweisliche Druckspannung in den Carinalzonen der Scheidenzähne, an welchen die Curven-

[1]) Unters. über d. Ursachen d. Anisotropie organ. Substanzen, 1882.

[2]) Molecularphysikalische Unters. in d. Berichten d. Deutschen Bot. Ges., Jahrg. 1883 u. 1884.

[3]) Elemente d. Anat. u. Physiol. 1881, S. 260, Anmerk. zu 17.

[4]) A. a. O., S. 545.

systeme der Commissuren gleichsam wie Kettenbrücken an ihren Pfeilern aufgehängt sind. Es bedarf keines Beweises, dass unter solchen Verhältnissen Druck- und Zugspannungen einander das Gleichgewicht halten müssen, und wenn es wirklich Spannungen sind, welche die Orientirung der Elasticitätsellipsen bedingen, so müssten diese letzteren in der Carina der Scheidenzähne quer orientirt sein, — was nicht der Fall ist. Die Druckspannungen geben also in optischer Hinsicht keinen Ausschlag. Sollten die Zugspannungen sich hierin anders verhalten?

Da übrigens thatsächlich keinerlei Spannungen nachgewiesen sind, so könnte man auf Grund des optischen Verhaltens ebenso gut die umgekehrte Vertheilung vornehmen, d. h. die Zugspannung in die Mediane der Scheidenzähne und die Druckspannung in die Curvensysteme verlegen. Denn beide Theile verhalten sich optisch durchaus übereinstimmend, indem die grosse Axe der wirksamen Elasticitätsellipse in jeder einzelnen Zelle parallel zu ihrer Längsrichtung verläuft. Dieser Regel folgen überhaupt die meisten Parenchymzellen, sie mögen während ihrer Ausbildung positiv oder negativ oder auch gar nicht gespannt gewesen sein; Bedingung ist nur, dass in irgend einer Richtung ein intensiveres Wachsthum stattgefunden und dadurch eine augenfällige Streckung herbeigeführt habe.

Es bleibt also bis auf Weiteres unentschieden, ob die Curven der Equisetenscheiden Druck- oder Zuglinien oder vielleicht keines von beiden, sondern einfach Wachsthumslinien sind, wie sie ja auch im spannungslosen Meristem der Vegetationspunkte zu Stande kommen. Und sollten wirklich bei näherer Prüfung der jugendlichen Scheiden Spannungen nachweisbar sein, so ist damit doch keineswegs festgestellt, dass sie die Anisotropie der Membran bedingen.

Carl Müller nimmt es offenbar mit der Natur der Spannungen und mit den Schlüssen, die sich je nach Umständen daraus ergeben, nicht sehr genau. Von den oben erwähnten Verschiedenheiten, welche zwischen den Auffassungen der von ihm citirten Autoren bestehen, ist in seiner Arbeit gar nicht die Rede, und dementsprechend nennt er auf S. 552 ganz allgemein die Annahme, „dass die Anisotropie allein durch moleculare Spannungen erzeugt wird, eine Ansicht, welche mit guten Gründen neben der Hypothese von den doppelbrechenden

Micellen mehr und mehr Anhänger gewinnt". Dabei meint er aber, wie sich aus dem Zusammenhange ergiebt, nur die von ihm selbst angenommenen vorübergehenden Spannungen, die sich mit den N. J. C. Müller'schen decken, — und diese Ansicht hat unter den Forschern, die sich in neuerer Zeit mit einschlägigen Untersuchungen befasst haben, keine entschiedenen Anhänger. Selbst A. Zimmermann[1]), der sich ihr nachgerade noch am meisten genähert zu haben scheint, hält sich zunächst nur an „diejenige Theorie, welche den Grund der Anisotropie in die Anordnung der Micelle verlegt", und spricht sich bezüglich der etwaigen Spannungen, welche diese Anordnung veranlassen könnten, sehr vorsichtig aus. Übrigens kommt es in solchen Dingen doch mehr auf Beweise als auf die Zahl der Anhänger an.

Nach alledem erscheint mir der Versuch Carl Müller's, das optische Verhalten gestreckter Parenchymzellen auf wirksam gewesene Zugspannungen zurückzuführen, denen zugleich die Curvensysteme der Equisitenscheiden ihre Entstehung zu verdanken hätten, als eine gänzlich unfruchtbare Speculation, die sich nirgends auf thatsächliche Grundlagen, sondern nur auf hypothetische Spannungen und auf eingebildete Wirkungen derselben stützt.

[1]) Morph. u. Physiol. d. Pflanzenzelle, S. 184.

XV.

Nochmals über die optisch anomale Reaction des Traganth- und Kirschgummis.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1890, S. 1131—1137.

Die Frage, wie das optisch anomale Verhalten des gequollenen Traganth- und Kirschgummis zu deuten sei, hat zwischen V. von Ebner und mir zu einer Controverse geführt, in welcher, wie ich glaube, die hierauf bezüglichen ersten Veröffentlichungen, sowie die einschlägigen Beobachtungen Ambronn's, Manches zur Klärung der Gegensätze und zur genaueren Kenntniss des Thatsächlichen beigetragen haben, deren Fortsetzung nun aber nach der letzten Erwiderung meines Gegners[1]) eine für mich unerquickliche Aufgabe geworden ist, unerquicklich dadurch, dass V. von Ebner die Richtigkeit der von Ambronn und mir festgestellten und zur Begründung unserer Ansicht verwertheten Thatsachen einfach in Abrede stellt, weil sie mit seinen eigenen Beobachtungen nicht übereinstimmen. Diese Thatsachen, die durch directe Beobachtung constatirt und daher von jeder theoretischen Deutung unabhängig sind, glaube ich hier vor Allem noch einmal hervorheben zu sollen. Es sind folgende:

1. Das optische Verhalten des Traganthschleims, wie er durch Quellen des käuflichen Traganths in Wasser erhalten wird, richtet sich „stets nach dem Verlauf der gequollenen Schichtencomplexe, die zwar in Wasser kaum noch erkennbar sind, aber in einer Mischung von Wasser und Alkohol stellenweise deutlich hervortreten“. Die Hervorhebung dieser Thatsache in meiner ersten diesbezüglichen Veröffentlichung[2]) war den

[1]) Sitzungsber. d. Wiener Akad., Bd. XCVIII, Abth. IIa, Oct. 1889.

[2]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1887, S. 691; diese Sammlung, S. 357.

ursprünglichen Angaben von Ebner's[1]) gegenüber gerechtfertigt, weil hier von einem Filtriren des Traganthschleims vor der Versuchsanstellung nicht die Rede ist. Sie verliert aber selbstverständlich ihre Bedeutung für die später an filtrirtem Schleim beobachteten Anomalien, ebenso für das Verhalten von Gummiarten, welche niemals Spuren von Schichtung zeigen. Darum legte ich in meiner ersten Erwiderung auf die Angriffe von Ebner's[2]) das Hauptgewicht nicht mehr auf den optischen Effect sichtbarer Structuren, sondern auf die Orientirung kleinster doppelbrechender Theilchen, deren Vorhandensein wir für Membranen, Stärkekörner u. s. w. auch ohne Rücksicht auf das optische Verhalten annehmen müssen, um die Erscheinungen der Quellung befriedigend deuten zu können. Ob diese doppelbrechenden Theilchen in den Gummiarten „stellenweise noch ihre ursprüngliche Lagerung zeigen und als gequollene Membranstücke zur mikroskopischen Wahrnehmung gelangen, wie beim Traganth, oder ob sie vollständig von einander getrennt und mikroskopisch unsichtbar sind", das war fortan für mich ohne Belang. Damit war die Frage allerdings dem thatsächlichen Gebiet entrückt und auf das theoretische hinübergeschoben: V. von Ebner vertrat jetzt die Spannungshypothese, ich die Micellartheorie.

Die Thatsache aber, dass gequollene Schichtencomplexe nicht bloss im unfiltrirten Traganthschleim, sondern auch in anderen Schleimen, welche durch Verquellung von Membranen entstehen (z. B. von Quitten), den optischen Effect ganz vorwiegend bedingen, bleibt bestehen; sie kann wohl „zurückgewiesen", aber nicht widerlegt werden.

2. Eine weitere Beobachtung, die ich bei dem gegenwärtigen Stand der Frage als die wichtigste betrachte, bezieht sich auf das Verhalten schwachgequollener Kirschgummi-Membranen bei Anwendung von Druck und Zug. Dieselben reagiren nämlich im ersten Moment wie Glas, also normal; dann aber tritt sehr bald die entgegengesetzte Wirkung ein. Mit Gypsplättchen Roth I zeigt sich beispielsweise zuerst die Additionsfarbe Blau II, nachher die Subtractionsfarbe Gelb I.

[1]) Unters. über d. Ursachen d. Anisotropie organ. Substanzen, 1882.

[2]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1889, S. 234; diese Sammlung, S. 370.

Die Richtigkeit dieser zuerst von Ambronn constatirten Thatsache stellt nun von Ebner gleichfalls in Abrede. Ich kann darauf nur erwidern, dass ich die Dinge mit eigenen Augen gesehen und wiederholt gesehen habe. Dazu die Bemerkung, dass sich die von uns benutzten Gummimembranen ziemlich trocken und fest anfühlten; sie hatten offenbar einen erheblich geringeren Wassergehalt, als die in Dreiviertel-Alkohol gequollenen, mit welchen von Ebner experimentirte. Dass diese letzteren die Erscheinungen nicht zeigen, sondern sofort anomal reagiren, davon habe ich mich selbst überzeugt, und ich finde die Erklärung dieses negativen Resultates in der Annahme, dass die Micelle sich in Folge der grösseren Beweglichkeit viel zu rasch in die Gleichgewichtslage stellen, als dass die Übergänge zur Wahrnehmung gelangen könnten. Ebensowenig lieferten mir Versuche mit Gummistücken, die in Neunzehntel-Alkohol gelegen hatten, die gewünschten Ergebnisse. Solche Stücke verhielten sich nämlich gerade umgekehrt; sie reagirten auf Druck im Wesentlichen wie trockenes Gummi oder Glas, nur dass binnen einer Viertelstunde ein Zurückgehen der Polarisationsfarbe auf das Roth des Gypsplättchens stattfand. Dagegen beobachtete ich neuerdings an denselben Gummistücken, nachdem sie ein paar Tage in Siebenachtel-Alkohol gelegen hatten, die Eingangs erwähnte Erscheinung sehr deutlich; das im ersten Moment hervortretende Blau II ging in wenigen Minuten auf Gelb I zurück.

Die zu diesen Versuchen benutzten Gummistücke hatten eine gleichmässige Dicke von 1—2 mm und bildeten kleine Rechtecke von 3—5 mm Breite und 6—8 mm Länge. Der erforderliche Druck auf die Langseiten der Stücke wurde bei gleichzeitiger Beobachtung in Diagonalstellung mittels einer Schraube rasch hergestellt, die letztere dann aber nicht weiter gedreht. War die Farbe auf Gelb I gesunken, so genügte ein rasches Vorwärtsdrehen der Schraube um 90°, um ein blitzartig vorübergehendes abermaliges Steigen, meist aber nur bis zum Roth I des Gypsplättchens, zu bewirken, worauf dann sofort wieder Gelb I zur Geltung kam.

3. Meine Angabe, dass ich an flüssigen Kirschgummifäden in der Ruhe Doppelbrechung beobachtet habe, wird zwar nicht direct in Zweifel gezogen, jedoch mit der ungefähr gleich-

bedeutenden Bemerkung abgefertigt, es sei „unbegreiflich, wie ein flüssiger Faden es anstellt, freibewegliche Micelle dauernd in einer bestimmten Richtung orientirt zu erhalten“. Wenn man indess erwägt, dass es sich hier um zähflüssigen Gummischleim handelt — der sich aber doch leicht in Fäden ausziehen liess —, so wüsste ich nicht, was dabei unbegreiflich sein könnte. Die Beweglichkeit der Micelle ist in diesem Zustande doch offenbar beschränkt und zwar um so mehr, je geringer der Wassergehalt. Wie lange die Doppelbrechung im Faden erhalten bleibt, habe ich nicht untersucht; ich weiss nur, dass sie lange genug dauert, um sie bequem beobachten zu können.

Die in Rede stehende Doppelbrechung flüssiger Fäden habe ich übrigens nicht bloss am Kirschgummi, sondern auch am zähflüssigen Gummischleim von *Cycas revoluta* constatirt, dessen optisches Verhalten mit demjenigen von Traganth- und Kirschgummi übereinstimmt.

Bezüglich der Tragweite dieser Thatsachen sei bloss bemerkt, dass sie nicht in der Anisotroprie der flüssigen Fäden überhaupt liegt; denn auch zähflüssige Massen mit molecularer (nicht micellarer) Structur können durch Druck oder Zug anisotrop werden. Die letzteren verhalten sich aber, soweit bekannt, immer normal, d. h. wie arabisches Gummi oder wie gezogenes Glas, während die Schleime, denen wir auch ohne Rücksicht auf ihr optisches Verhalten ein micellares Gefüge zuschreiben müssen, bald normal, bald abnormal reagiren. Den Ausschlag giebt in diesem Falle, meiner Auffassung zufolge, nicht mehr die Spannung zwischen den Molecülen, die beim Ausziehen der Fäden ja immer dieselbe sein müsste, sondern die Orientirung der wirksamen Elasticitätsellipse in den doppelbrechenden Micellen. Das optische Verhalten der genannten Schleime schliesst sich daher naturgemäss an das der Fette, Farbstoffe u. s. w. an, welche nach dem Aufstreichen auf Glas gleichfalls vollständig homogene Bänder und Streifen bilden, aber trotz der immer gleichen mechanischen Einwirkung, der sie ausgesetzt waren, optisch entgegengesetzt, positiv oder negativ reagiren, je nachdem ihre Elasticitätsellipsen sich beim Aufstreichen parallel oder quer zur Streichrichtung stellen. Hier weiss man aber, dass diese Ellipsen auch in den sichtbaren Krystallnadeln des unveränderten Versuchsmaterials ungleich orientirt sind, z. B. longitu-

dinal beim Methylenblau, transversal beim Wachs, und dass davon allein der schliessliche Effect im homogenen Zustande abhängt. Liegt es da nicht nahe, eine ähnliche Beziehung auch für die zähflüssigen Gummischleime anzunehmen?

4. Auch die Thatsache, dass Bastfasern bis zum Zerreissen gedehnt werden können, ohne eine merkliche Farbenänderung zu zeigen, wird in der Erwiderung von Ebner's nicht anerkannt, sondern dahin gedreht und gewendet, dass die auf Zug eintretenden Veränderungen wegen der Ungenauigkeit der Beobachtungsmethode nicht bemerkbar seien. Allein damit wird das Thatsächliche des hervorgehobenen Unterschiedes umgangen. Der Sachverhalt ist folgender. Es giebt bekanntlich zahlreiche Objecte und darunter auch vegetabilische Zellhäute, welche in Folge der Dehnung ihre Polarisationsfarbe um eine ganze Stufe in der Farbenscala ändern, obschon sie hierbei eine schwache Quercontraction erfahren, welche der Farbenänderung entgegenwirkt. Zu diesen Objecten stehen nun die Bastfasern in einem ausgesprochenen Gegensatz, da hier eine sichtbare Änderung der Interferenzfarbe in Folge der Zugwirkung gar nicht eintritt, und es bedarf wohl keines weiteren Beweises, dass dieser Gegensatz durch grössere Genauigkeit zukünftiger Beobachtungsmethoden nie und nimmer beseitigt werden kann. Es wird sich höchstens herausstellen, dass die mit den heutigen Mitteln constatirte Unveränderlichkeit keine absolute ist, was man ja ohne Bedenken jetzt schon zugeben kann. Dass die angenommene Quercontraction, die übrigens bei einer Bastzelle von zehn Mik. Durchmesser nur etwa den zwanzigsten Theil eines Mikromillimeters betragen würde, die Sache nicht befriedigend aufklärt, glaube ich bereits in meiner früheren Mittheilung[1]) unwiderleglich gezeigt zu haben, so dass meinerseits eine Veranlassung, auf diesen Punkt zurückzukommen, nicht vorliegt.

5. Es erübrigt jetzt noch, auf einige Bemerkungen von Ebner's einzugehen, welche sich nicht direct auf Thatsachen beziehen, sondern bloss die abweichende Deutung der Erscheinungen kennzeichnen.

Ich hatte in meiner Abhandlung über Quellung und Doppel-

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1889, S. 239; diese Sammlung, S. 377.

brechung vegetabilischer Membranen[1]) gesagt: „es dürfte von vorne herein Jedermann einleuchten, dass ein mechanischer Zug in beliebigen Objecten den Durchmesser der wirksamen Elasticitätsellipse, welcher in die Zugrichtung fällt, nur vergrössern, niemals verkleinern kann". Hiergegen erhebt nun von Ebner den Einwand, ich habe ganz vergessen, „dass das optische Elasticitätsellipsoid eine geometrische Abstraction ist", an der man nicht „wie an einem Ellipsoid von Kautschuk drücken und ziehen kann". In diesem Punkte verharre ich indess bei meiner Ansicht, zu deren Rechtfertigung hier noch die folgende Erwägung dienen mag. Wenn man sich in einer Glasplatte einen kleinen Theil durch eine Kugelfläche, beispielsweise von 1 mm Durchmesser, abgegrenzt denkt, so ist zwar diese Kugelfläche eine geometrische Abstraction; das von ihr umschlossene Glas aber ist ein wirklicher Körper, an dem man „drücken und ziehen kann". Und wenn auf die Glasplatte ein Druck oder Zug einwirkt, so wird auch dieser kugelförmige Körper gedrückt oder gezogen und erfährt in Folge dessen eine entsprechende Formveränderung, für welche der oben citirte Satz durchaus zutreffend ist. Dasselbe gilt auch von beliebigen anisotropen Körpern, nur dass hier statt der Kugel ein Ellipsoid als Ausgangsfläche in die Substanz hineinzudenken ist.

Gegen diese Bezeichnungs- und Darstellungsweise hat sich freilich V. von Ebner schon in seiner Schrift über die Ursachen der Anisotropie (1882) ausgesprochen; ich kann aber nicht finden, dass seine Bedenken begründet sind. Daher meine Opposition; es ist das einer der principiellen Punkte unserer Controverse, den ich bereits in meiner ersten einschlägigen Mittheilung (1887) erörtert habe.

6. Weiter stellt V. von Ebner die befremdliche Behauptung auf, Ambronn und ich hätten „die wichtigste Thatsache, welche die ganze Hypothese der krystallinischen Micelle für colloidale Massen, wie Leimgallerte, Gummiarten u. s. w. vollständig unhaltbar macht", gar nicht erwähnt. Gemeint ist die von Niemandem bestrittene „Thatsache, dass man Leim- und

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1887, S. 690; diese Sammlung, S. 355. Selbstverständlich ist auch hier das von Nägeli und mir im „Mikroskop" gewählte Elasticitätsellipsoid gemeint.

Gummiarten je nach der Einwirkung wirklich optisch positiv oder optisch negativ machen kann". „Die krystallinischen Micelle — so fährt der Autor fort — können nur entweder optisch positiv oder optisch negativ sein, es ist aber offenbar undenkbar, dass positive Micelle in negative, oder umgekehrt, durch mechanische Einwirkung umgewandelt werden". Aber wer hat denn je von einer solchen Umwandlung gesprochen? Die Micelle bleiben wie sie sind; auch orientiren sie sich unter dem Einfluss bestimmter mechanischer Kräfte immer in derselben Weise, z. B. in Gummifäden parallel zur Zugrichtung oder doch im Sinne einer Annäherung an dieselbe. Da jedoch die wirksame Elasticitätsellipse bei den einen parallel, bei den anderen quer zu ihrer Längsausdehnung gestellt ist, so richtet sich hiernach der optische Effect des Fadens, ganz ähnlich wie bei dem vorhin erwähnten Aufstreichen krystallinischer Fette u. dgl. auf Glasplatten. Das ist die Thatsache und die Erklärung zugleich. Und solche Dinge, welche das Verhalten von Leim und Gummi betreffen, sollen wir gar nicht erwähnt haben? Gerade von ihnen und von ihrer Deutung ist ja stets die Rede gewesen.

Für Leser, welche das optische Verhalten verschiedener Gummiarten selbst zu untersuchen beabsichtigen, sei anhangsweise noch bemerkt, dass nach meinen bisherigen Beobachtungen an trockenen Gummifäden sich bezüglich der Lage ihrer Elasticitätsellipsen folgende Gruppirung ergiebt:

a) Fäden mit quer gestellter Ellipse. Traganth, Kirschgummi, Gummi aus den Blattstielen von *Cycas revoluta* und *Dioon edule*, desgleichen von *Angiopteris*.

b) Fäden mit längs gestellter Ellipse. Arabisches Gummi, Gummi aus den Blattstielen von *Encephalartos horridus*.

7. Endlich bleibt mir noch die gleichfalls unbestrittene Thatsache zu erörtern übrig, dass Gummischleim in der Ruhe nicht depolarisirend wirkt. Bestände derselbe aus doppelbrechenden Micellen, welche nach allen Richtungen orientirt sind, so müsste er sich doch wohl — so meint V. von Ebner — ähnlich verhalten, wie beliebige andere krystallinische Massen, deren Kryställchen ordnungslos durcheinander liegen. Das ist

nun allerdings nicht der Fall; der Gummischleim lässt das Gesichtsfeld bei gekreuzten Nicols dunkel.

Ein solches Verhalten krystallinischer Medien ist jedoch längst als möglich erkannt worden und muss für bestimmte Fälle mit physikalischer Nothwendigkeit eintreten. Schon Biot[1]) sagt, dass doppelbrechende Systeme in beliebiger (sehr gross gedachter) Anzahl sich wechselseitig compensiren, wenn sie nach allen Richtungen orientirt, aber unter sich gleich und von gleicher Wirkung sind. Solche Systeme, die man sich etwa als äusserst dünne, übereinander gelegte Lamellen denken mag, wirken hiernach in ihrer Gesammtheit wie eine isotrope Substanz, weil der optische Effect jeder einzelnen Lamelle durch den einer anderen, rechtwinklig zu ihr gestellten aufgehoben wird. Überträgt man diese Auffassung, der man auch in der neueren Litteratur öfter begegnet, von den Lamellen eines Krystalls auf doppelbrechende Micelle von ungefähr gleicher Grösse, wie wir sie im Gummischleim voraussetzen dürfen, so verliert die Thatsache, dass der letztere trotzdem nicht depolarisirend wirkt, die ihr von meinem Gegner zugeschriebene Beweiskraft gegen die Micellartheorie. Die depolarisirende Eigenschaft krystallinischer Massen, deren Kryställchen in allen möglichen Richtungen liegen, desgleichen der Pulver, welche man durch Zerreiben anisotroper Substanzen erhält, rührt einfach daher, dass die einzelnen Theilchen in ihren Dimensionen sehr ungleich sind und sich daher nicht in neutral reagirende Paare gruppiren lassen.

Zusatz

(November 1897).

An einigen Krystallen des regulären Systems sind in neuerer Zeit mit Rücksicht auf ihr Verhalten gegen Druck und Zug optische Anomalien beobachtet worden, welche mit meiner Auffassung der Formveränderungen, die das Elasticitätsellipsoid[2]) in Folge von Druck oder Zug erleidet, in scheinbarem Wider-

[1]) Traité de Physique expérimentale et mathématique, Tome IV (1816), p. 568.

[2]) Es ist hier, wie im Vorstehenden, immer das von Nägeli und mir im „Mikroskop“ (vgl. 2. Aufl., S. 316) angenommene Ellipsoid gemeint.

spruch stehen. Die wichtigsten der hierauf bezüglichen Thatsachen sind folgende:

Drückt man die würfelförmigen Krystalle von Chlorkalium (Sylvin) in einer Richtung zusammen, welche auf zwei opponirten Hexaëderflächen senkrecht steht, so zeigen sie deutliche Doppelbrechung, aber merkwürdiger Weise fällt hierbei die wirksame Elasticitätsellipse mit ihrer langen Axe in die Druckrichtung, statt rechtwinklig auf ihr zu stehen.

Wählt man dagegen die Druckrichtung so, dass sie in die Verbindungslinie opponirter Granatoëderflächen (Rhombendodecaëderflächen) fällt, diese Flächen selbst also rechtwinklig trifft, so verhalten sich die Krystalle normal, d. h. wie gepresstes Glas.

Behandelt man in gleicher Weise Würfel von Chlornatrium (Kochsalz), indem man sie nach einander senkrecht zu einer Würfelfläche, dann senkrecht zu einer Granatoëderfläche drückt, so verhalten sie sich in beiden Fällen normal.

Diese Verschiedenheiten in der Reaction sind um so auffallender, als beide Chlorverbindungen gewöhnlich in Würfeln krystallisiren und nach den Würfelflächen spaltbar sind. Man wird demzufolge bezüglich der Lagerung kleinster Theilchen im Raume manches Gemeinsame voraussetzen dürfen, in der Deutung der Abweichungen aber auch mit erheblichen Structurdifferenzen zu rechnen haben. Welcher Art diese Differenzen sind, ist freilich zur Zeit nicht genügend aufgeklärt.

Ähnliche Anomalien sind auch bei andern Krystallen des regulären Systems beobachtet worden, so z. B. beim Flussspath, der nach den Octaëderflächen spaltbar ist, aber gewöhnlich ebenfalls in Würfeln krystallisirt. Allein auch hier sind die Zusammenhänge zwischen den bekannten physikalischen Eigenschaften und der jedenfalls ziemlich complicirten Molecularstructur nicht klargestellt.

Die mathematische Betrachtungsweise der Doppelbrechung pflegt bekanntlich solchen Beziehungen aus dem Wege zu gehen, für sie giebt es eigentlich keine Structurfrage. Sie hat es nur mit den beobachteten Erscheinungen, nicht mit den Molecülen und Molecülcomplexen zu thun, deren Form- und Lagerungsverhältnisse doch wohl die Erscheinungen bedingen.

Etwas mehr bieten in dieser Hinsicht die Arbeiten krystallographischen Inhalts und die einschlägigen geometrischen Studien. Es fehlt hier nicht an Versuchen, eine Lagerung der kleinsten Theilchen auszudenken, welche geeignet sein möchte, die Beobachtungsthatsachen zu erklären, d. h. für unser Verständniss begreiflich und anschaulich zu machen. Die aufgestellten Theorien sind aber doch nicht der Art, dass es möglich wäre, die erwähnten anomalen Druckwirkungen aus den angenommenen Structurverhältnissen abzuleiten. Mit einfachen „Punktsystemen", die sich auf die Annahme stützen, dass die Anisotropie der Krystalle nur von der gegenseitigen Entfernung isotroper Moleküle abhängig sei, ist voraussichtlich in dieser Frage eine vollkommen befriedigende Lösung überhaupt nicht zu erwarten.

Solche Lösungsversuche scheinen mir überhaupt wirkliche Erfolge nur unter der Voraussetzung zu versprechen, dass die anomal reagirenden Krystalle, speciell des regulären Systems, aus verschieden orientirten doppelbrechenden Lamellen bestehen, die nach irgend einem Gesetz zu einem Ganzen verbunden sind. Eine derartige Zusammensetzung würde jedenfalls die Annahme gestatten, dass die verschiedenen Systeme von Lamellen durch Druck in ungleichem Maasse beeinflusst werden; ihre optischen Effecte würden sich also nicht mehr gegenseitig aufheben können. Die beobachtete Doppelbrechung wäre folglich in diesem Falle keine unmittelbare Wirkung des Druckes, sondern nur eine Folge des gestörten Gleichgewichts zwischen den antagonistischen Lamellen.

Ich verkenne keineswegs, dass diese Auffassung zur Zeit einer exact-wissenschaftlichen Begründung entbehrt. Ganz dasselbe gilt aber auch bezüglich der herrschenden Lehre vom inneren Bau der Krystalle. Die angenommene Homogenität der Structur kann durchaus nicht als erwiesen betrachtet werden. Aber auch abgesehen hiervon, will es mir wenig plausibel erscheinen, dass die drei „Raumgitter", nach welchen man sich die Krystalltheilchen im regulären System geordnet denkt[1]), für die beobachteten Druckwirkungen eine entsprechende mate-

[1]) Vgl. P. Groth, Physikalische Krystallographie, 3. Aufl., S. 255

rielle Grundlage darbieten. Alle drei Modelle müssten meines Erachtens stets normale Reaction bewirken.

Günstigere Anhaltspunkte für die Deutung der optischen Anomalien bietet die Theorie von W. Voigt[1]), welcher den Molecülen selbst Anisotropie („Polarität") zuschreibt und demzufolge die Isotropie eines Krystalls nur als Gesammtwirkung der gesetzmässig verbundenen Theilchen betrachtet. In diesem einen Punkte, auf den ich das Hauptgewicht lege, stimmt also die W. Voigt'sche Auffassung mit der Annahme antagonistischer Lamellen überein. Im Übrigen denkt sich Voigt „die polarwirkenden Molecüle zu kleinen krystallinischen Individuen verbunden", welche innerhalb des regelmässigen Krystalls bestimmte gegenseitige Lagen besitzen.

Von dieser Auffassung ausgehend, ist es H. Ambronn nach einer brieflichen Mittheilung auch bereits geglückt, die besprochenen Anomalien bei Sylvin und Flussspath auf eine befriedigende Vorstellung bezüglich ihrer Molecularstructur zurückzuführen. Mit seiner Einwilligung gebe ich die betreffende Stelle des Briefes hier wörtlich wieder. Sie lautet: „Auf Grund der Voigt'schen Theorie ist es nun, wie ich glaube, auch gar nicht schweirig, sich eine plausible Vorstellung von dem Zustandekommen der anomalen Doppelbrechung bei Sylvin und Flussspath zu machen. Nimmt man an, dass die Krystallmolecüle räumlich und optisch anisotrop sind, also etwa Stäbchen mit quergestellter Ellipse, und nimmt man ferner an, dass sie paarweise rechtwinklig gekreuzt sind und parallel zu den Diagonalen der Würfelfläche (für Sylvin) liegen, so ergiebt sich sofort folgendes: Lässt man einen Druck parallel einer Würfelkante, also senkrecht zu zwei gegenüber liegenden Würfelflächen, wirken, so werden die Paare von Molecülen wie in nebenstehender Skizze deformirt" (Fig. 13).

Ich bemerke hierzu, dass die beiden Stäbchen *A B* und *C D* im ungespannten Zustande sich rechtwinklig kreuzten, in unserer Figur aber in Folge des parallel zur Richtung der Pfeile wirkenden Druckes ein schiefwinkliges Kreuz bilden. Die Elasticitätsellipsen bleiben hierbei nach wie vor quer gestellt, sie sind aber

[1]) W. Voigt, Ueber die Beziehungen zwischen den beiden Elasticitätsconstanten isotroper Körper. Wiedemann's Annalen, Bd. 38 (1889), S. 573.

jetzt so orientirt, dass ihre grossen Axen sich unter spitzen, nach rechts und links geöffneten Winkeln schneiden. Die resultirende Ellipse, von welcher die optische Gesammtwirkung abhängt, fällt hiernach in die Druckrichtung, wie es die beobachtete Farbenänderung fordert.

„Aus der obigen Annahme — so fährt Ambronn fort — folgt aber ferner noch, dass bei einem Drucke senkrecht zu einer Granatoëderfläche, also parallel zu einer Diagonale der Würfelfläche, die rechtwinklige Kreuzung erhalten bleiben muss. Die Ellipse, deren Längsaxe mit der Druckrichtung einen rechten Winkel bildet, wird hierbei excentrischer, die andere weniger excentrisch werden. Daraus folgt, dass dann die resultirende Ellipse mit ihrer grossen Axe sich senkrecht zur Druckrichtung stellt“.

„In ähnlicher Weise lassen sich bei einer geringfügigen Modification der Annahmen auch die Verhältnisse beim Flussspath erklären, der optisch positiv reagirt, wenn der Druck senkrecht zur Octaëderfläche stattfindet“.

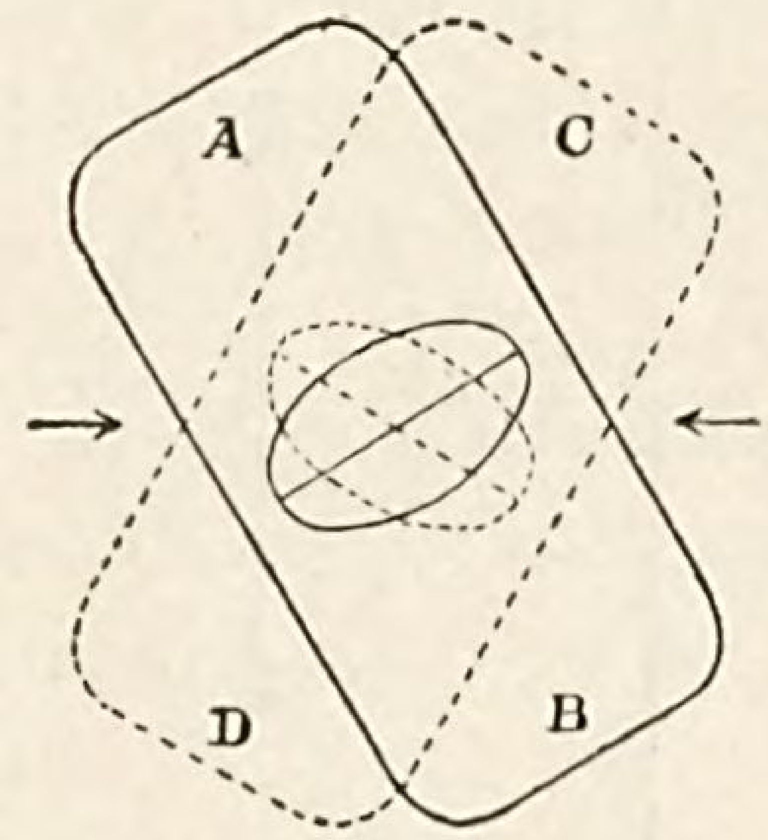


Fig. 13.

Dass diese Deutung der Anomalien auch im Sinne Ambronn's nur eine Möglichkeit der Erklärung darstellt, brauche ich wohl nicht besonders hervorzuheben. Es ist klar, dass unter der Voraussetzung polarer Molecüle noch zahlreiche andere Combinationen denkbar sind, die ebenfalls geeignet wären, eine plausible Erklärung der anomalen optischen Reactionen zu geben. Hier mag es indessen genügen, durch die einfache, aber bestimmt formulirte Hypothese Ambronn's die Möglichkeit einer Erklärung dargelegt und die Wege, die zu diesem Ziele führen, angedeutet zu haben.

Im Vorhergehenden wurden absichtlich nur Krystalle des regulären Systems in Betracht gezogen, weil die normalen Druckwirkungen sich hier am leichtesten übersehen und die Anomalien sofort erkennen lassen. Es mag indessen nachträglich noch gezeigt werden, dass auch das normale Verhalten der positiv oder negativ einaxigen Krystalle mit der im „Mikroskop“

angenommenen Orientirung des Elasticitätsellipsoids wohl vereinbar ist.

Es stelle der äussere Umriss in untenstehender Fig. 14 eine parallel zur krystallographischen Hauptaxe herausgeschnittene Platte eines Bergkrystalls vor, der bekanntlich optisch positiv reagirt. Unser Elasticitätsellipsoid ist in diesem Falle ein Rotationskörper, dessen Umdrehungsaxe *a a* in die Längsrichtung fällt und dem grössten Durchmesser entspricht. Der Querschnitt senkrecht zu dieser Axe ist demgemäss ursprünglich kreisförmig, wird aber in Folge des in der Pfeilrichtung wirkenden Druckes elliptisch, und zwar ist im gedrückten Zustande die Axe *c c* etwas verkürzt, die senkrecht zur Papierfläche stehende Axe *b*

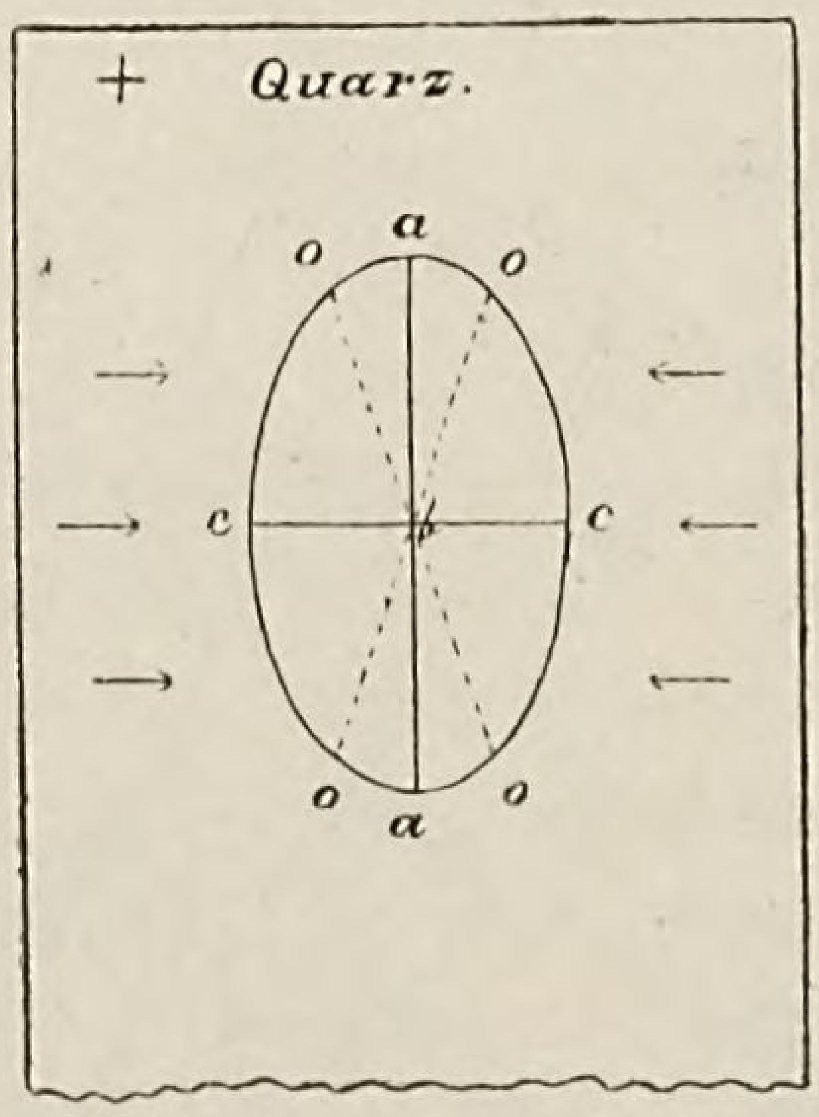


Fig. 14.

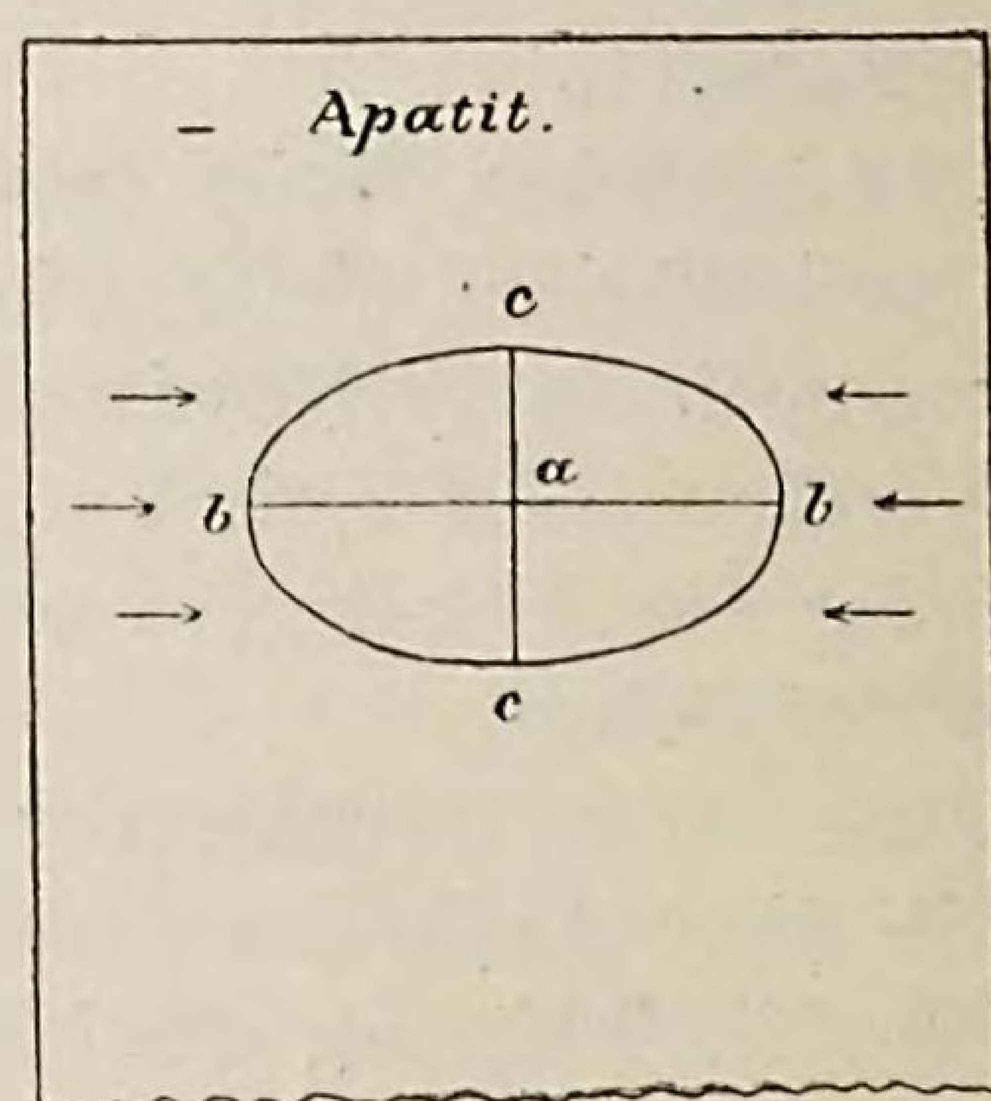


Fig. 15.

dagegen voraussichtlich etwas verlängert. Man hat also für die drei Elasticitätsaxen $a > b > c$. Der ursprünglich einaxige Krystall zeigt jetzt zwei optische Axen, und da es mathematisch feststeht, dass ihre Ebene stets mit derjenigen der grössten und kleinsten Elasticitätsaxe zusammenfällt, so erhalten sie in unserer Figur die durch punktirte Linien angedeutete Orientirung, wobei jedoch der Axenwinkel willkürlich gewählt ist; ihre Enden sind mit *o* bezeichnet.

Denkt man sich also eine Scheibe quer zur Elasticitätsaxe *a* aus dem Krystall herausgeschnitten und im gedrückten Zustande zwischen gekreuzten Nicols eingestellt, so beobachtet man bei convergentem Licht statt der concentrischen Kreise die bekannten Lemniskatensysteme mit zwei, den optischen Axen

entsprechenden Centren, deren Verbindungslinie in die Druckrichtung fällt.

In negativ einaxigen Krystallen, wozu Apatit und Kalkspath, ferner Beryll und Turmalin gehören, hat dagegen das Elasticitätsellipsoid die in Fig. 15 (S. 396) dargestellte Form, welche an das Erdsphäroid erinnert.

Es ist auch hier ein Rotationskörper, aber sein kleinster Durchmesser *c c* ist Rotationsaxe. Wirkt jetzt in der Richtung der Pfeile ein mechanischer Druck, so wird die Axe *b b* etwas verkürzt, die Axe *a* (senkrecht zur Papierebene orientirt) um ein weniges verlängert. Wir haben also wieder $a > b > c$. Demgemäss geht die Ebene der optischen Axen durch die Linien *c c* und *a*, d. h. durch die kleinste und grösste Elasticitätsaxe, steht also senkrecht auf der Papierebene.

Im Verhalten gegen mechanischen Druck, dessen Richtung zur krystallographischen Hauptaxe rechtwinklig steht, macht sich also zwischen optisch positiven und optisch negativen Krystallen ein bemerkenswerther Unterschied geltend, indem die Ebene der optischen Axen bei jenen mit der Druckrichtung zusammenfällt, bei diesen senkrecht darauf steht. Aus dem Gesagten geht zugleich hervor, dass das von Nägeli und mir gewählte Elasticitätsellipsoid auch bei einaxigen Krystallen in Bezug auf gewöhnliche Druckwirkungen den Beobachtungsthatsachen Genüge leistet.

Anomalien können natürlich auch hier vorkommen. So wird z. B. vom Zirkon, der in quadratischen, mit der Pyramide combinirten Säulen krystallisirt, angegeben, dass er sich abweichend verhalte. Auch hier wird es Aufgabe der Forschung sein, die beobachteten Abweichungen auf Besonderheiten der Molecularstructur zurückzuführen.

Nach alledem halte ich die Einwände, welche gegen meine früheren Mittheilungen erhoben worden sind, auch bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse nicht für begründet. Es fehlt durchaus an jeder sicheren Grundlage, um die anomalen Druckwirkungen, die sich ja nur auf bestimmte Richtungen beziehen, als unvereinbar mit der Norm hinstellen zu können, deren allgemeine Geltung ich seit Jahren vertheidigt habe.

Darum verharre ich, so lange nicht zwingendere Umstände vorliegen, bei der Ansicht: dass ein mechanischer Zug in beliebigen Objecten, sofern sie nicht aus antagonistischen Elementen zusammengesetzt sind, den Durchmesser der wirksamen Elasticitätsellipse, welcher in die Zugrichtung fällt, nur vergrössern, niemals verkleinern kann — und umgekehrt bei Anwendung von Druck[1]).

[1]) Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1890, S. 1135; diese Sammlung, S. 389.

F

Winden der Pflanzen

XVI.

Über das Winden der Pflanzen.

Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1881, S. 1077—1112.

Hierzu Taf. XI.

§ 1.

Historisches.

Unsere Kenntnisse über die Erscheinung des Windens im Pflanzenreich beruhen im Wesentlichen auf den gleichzeitigen älteren Arbeiten von Mohl und Palm und auf den Untersuchungen neueren Datums von Ch. Darwin und H. de Vries[1]). Nach Mohl, dessen Darstellung sich längere Zeit der allgemeinsten Anerkennung erfreute, liegt bekanntlich das entscheidende Moment in der stumpfen Reizbarkeit windender Stengel, welche sich angeblich in Folge des Contactes mit der Stütze bleibend gegen dieselbe krümmen und somit immer auf deren Oberfläche weiter wachsen. Die Mechanik wäre hiernach dieselbe wie bei den Ranken; auch sagt Mohl ausdrücklich, dass die krümmende Wirkung des Contactes sich sowohl nach vorwärts als nach rückwärts fortpflanze (a. a. O., S. 148). Die Nutationsbewegung, welche nach Mohl durch die mit der Windungs-

[1]) Die hier angedeuteten, im Folgenden öfter citirten Veröffentlichungen mögen an dieser Stelle ein für allemal speciell bezeichnet werden:

1. Mohl, Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, 1827.
2. Ludwig H. Palm, Über das Winden der Pflanzen, 1827.
3. Ch. Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Aus dem Englischen von J. V. Carus, 1876.
4. H. de Vries, Zur Mechanik der Bewegung von Schlingpflanzen. In den Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. I, S. 317, 1874.

richtung gleichsinnige Torsion bewirkt wird, wäre hiernach bloss für das Suchen der Stütze, nicht für das Winden selbst, wesentliche Bedingung.

Diese Auffassung war unzweifelhaft klar und mechanisch Punkt für Punkt construirbar — aber sie war unrichtig. Die angenommene Reizbarkeit ist nicht vorhanden. Schon Palm hatte dieselbe bestritten und unter Anderem geltend gemacht, dass überhaupt „die Bewegungen der Pflanzen auf einem ganz anderen Principe beruhen, als die Irritabilitätsbewegungen der Thiere" (a. a. O., S. 93).

Entscheidendere Beobachtungen hierüber stellte aber erst Ch. Darwin an, immer mit demselben negativen Erfolg; es war keine Spur von Reizbarkeit nachweisbar. Überdies zeigte Darwin in endgültiger Weise, dass die Nutation eine Erscheinung für sich ist und keineswegs durch die Torsion der Internodien bedingt wird.

Da indess die negativen Resultate Darwin's bezüglich der Reizbarkeit noch nicht als vollgültige Beweise für das Fehlen derselben betrachtet werden dürfen, so war es nothwendig, diese Frage noch eingehender zu prüfen. H. de Vries hat sich dieser Aufgabe unterzogen und durch sinnreiche Experimente bewiesen:

1. dass sich die verschiedenen Seiten oder Kanten windender Stengel in Bezug auf Reizbarkeit gleich verhalten, wobei indessen vorerst dahin gestellt bleibt, ob sie sämmtlich gleich reizbar oder überhaupt gar nicht reizbar sind;

2. dass ein dauernder Contact der Rückenseite nutirender Internodien — obschon dieselbe nach 1. von der Bauchseite nicht verschieden ist — niemals eine Krümmung nach aussen, d. h. nach der Contactstelle hin bedingt, selbst dann nicht, wenn die mechanische Kraft, die auf diese Stelle drückt, eine sehr erhebliche ist. Als besonders instructiv betrachte ich in dieser Hinsicht das Experiment mit der Drehwaage (a. a. O., S. 321), auf das ich weiterhin zurückkommen werde (s. vorläufig die Abbildung in meiner Fig. 7; *p d* ein gedrehter Faden).

Die Mechanik des Schlingens lässt de Vries durch zwei Factoren bedingt sein, die ich im Folgenden kurz formuliren und zugleich auf Grund meiner eigenen Untersuchungen kritisch

beleuchten werde. Als wesentliche Bedingung des Windens wird zunächst aufgeführt (ich gruppire nach eigener Wahl) das Drehungsmoment der frei vorstehenden Spitze in Verbindung mit der Nutation. Die Spitze müsste offenbar vermöge ihres Eigengewichtes sich mehr und mehr senken, wenn sie nicht durch die Nutation in entgegengesetzter Richtung bewegt, also gehoben würde. Durch die Annahme, dass diese beiden Wirkungen sich gegenseitig aufheben, wird die bekannte Thatsache erklärt, dass das freie Ende des Stengels, trotz der Nutation, seine Concavität fast immer der Stütze zuwendet.

Diese Bedingung ist klar gedacht; es fehlt aber der Nachweis, dass das Drehungsmoment der Spitze auch quantitativ ausreicht, das angenommene Gleichgewicht herzustellen, und meine eigenen Untersuchungen haben ergeben, dass dies entschieden nicht der Fall ist. Das fragliche Drehungsmoment gehört überhaupt, wie weiterhin ausführlich gezeigt werden soll, nicht zu den Bedingungen des Windens.

Als zweiten Factor und zwar als den eigentlichen Grund des Windens bezeichnet de Vries die „Verhinderung der Nutation“. Es wird aber nicht angegeben, wie diese „Verhinderung“ zu geschehen hat. Halten wir uns an die Experimente, welche de Vries selbst in dieser Richtung anstellte, so wurde hierbei die Nutationsbewegung gar nicht verhindert, sondern bloss von Zeit zu Zeit, in beliebig gewählten Momenten, ein Punkt des nutirenden Stengels fixirt. Nach den Resultaten zu schliessen, fand allerdings die Fixirung theilweise in der Art statt, dass normale Windungen entstehen mussten; sie hätte aber auch ganz anders geschehen können. Ich habe z. B. bei Wiederholung dieser Experimente eine linkswindende *Calystegia*, die eben am Ende ihrer Stütze angekommen war, gezwungen, eine halbe rechtsläufige Windung zu beschreiben. Es kommt hierbei nur auf das Stadium an, in welchem die Nutationsbewegung des zu fixirenden Punktes sich befindet. Denken wir uns diese Bewegung in der Horizontalprojection als Kreis und bezeichnen wir die verschiedenen Punkte dieses Kreises nach den Himmelsgegenden, so ist klar, dass die Fixirung des Stengels sowohl im Süden als im Norden, im Osten und Westen etc. möglich ist; aber je nachdem das eine oder andere geschieht, windet die Pflanze normal oder sie thut es nicht.

So wie de Vries diese zweite Bedingung formulirt hat, ist sie also mechanisch unbestimmt und darum schlechterdings nicht construirbar; sie könnte höchstens als eine Art unbekannter Reizwirkung gedacht werden. Es wird sich überdies herausstellen, dass hier nicht bloss eine bestimmtere Fassung nöthig ist, sondern dass die Bedingungen des Windens thatsächlich anderswo liegen.

An einigen Stellen seiner Abhandlung geht übrigens de Vries von etwas abweichenden Vorstellungen aus, die aber ebenfalls verschiedener Deutungen fähig sind. Er sagt a. a. O., S. 323: „Diese Windung (eine Schraubenwindung, welche durch Nutation entstanden war) war meist nur wenig aufsteigend; später wurde sie steiler und dabei enger, bis sie sich von unten ab allmählich der Stütze anlegte."

Hiernach hätte man sich das freie Ende der Schlingpflanze in revolutiver Nutationsbewegung zu denken; die Basis wäre im obersten Contactpunkt des windenden Stengels fixirt und das nächstangrenzende, noch freie Stück des Gipfels würde sich in bekannter Weise nach verschiedenen Seiten krümmen und hierbei eine spitze Kegelfläche beschreiben. Diese Krümmungen sind nun aber, wie ich hier einschaltend bemerke, blosse Nutationskrümmungen, die mit dem Aufhören der Nutation verschwinden müssten; allein de Vries lässt die nach der Stütze concave Krümmung sich immer wieder ganz oder zum Theil in eine bleibende verwandeln und erklärt so das Vorrücken des Contactpunktes, worauf beim Winden ja Alles ankommt. Darin liegt aber gerade die Unklarheit, auf welche schon im „Mikroskop" in aller Kürze hingewiesen wurde[1]). Das frei nutirende Ende erfährt nach de Vries ganz unerwartet eine bleibende Krümmung nach der Stütze hin, während doch vorher nur von Nutationskrümmungen die Rede war, und wir fragen vergeblich nach der Kraft, die diese bleibende Krümmung bewirken könnte. Suchen wir aber die angedeuteten mechanischen Bedingungen in Gedanken zu vervollständigen, so gelangen wir unwillkürlich zu der Annahme, dass die krümmende Kraft in der Stütze ihren Sitz habe, womit zugleich gesagt ist, dass die Pflanze hierfür empfänglich sei. Eine solche Empfänglichkeit ist aber offenbar

[1]) Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, 2. Aufl., S. 419, Anm.

nichts Anderes als die stumpfe Reizbarkeit Mohl's oder, was dasselbe bedeutet, eine besondere Art von Dorsiventralität, beides Dinge, die nach de Vries nicht vorhanden sein sollen.

Hin und wieder, so z. B. nach S. 324, 325 und 339 der citirten Abhandlung, möchte man beinahe vermuthen, de Vries lasse die Windungen in bleibender Form einfach durch die Nutation zu Stande kommen, so dass anderen Kräften nur noch eine nachträgliche Verengerung derselben vorbehalten bliebe. Von diesem Gesichtspunkte aus würde sich auch die Parallele erklären, welche der Autor (S. 325) zwischen den normalen Windungen um eine Stütze und den gelegentlich beim Aufhören des Wachsthums zu Stande kommenden freien Schraubenwindungen zieht. Eine solche Auffassung hätte indessen keine bessere Grundlage als die vorhin besprochene. Denn erstens entstehen durch Nutation keine bleibenden Schraubenwindungen und zweitens sind die ohne Stütze entstandenen bleibenden Windungen als Ausnahmen zu betrachten, welche mit dem normalen Winden um eine Stütze in keinem Zusammenhange stehen.

Es kann nach alledem nicht bezweifelt werden, dass in der Darstellung von de Vries gerade der wichtigste Vorgang beim Winden, das Zustandekommen bleibender Krümmungen, absolut unerklärt bleibt; von Componenten, die solche Krümmungen wirklich veranlassen könnten, ist gar nicht die Rede.

Die Mechanik des Windens gehört also immer noch zu den ungelösten Aufgaben. Wenn ich im Folgenden eine Lösung versuche, so glaube ich wenigstens das Wesentliche vom Unwesentlichen schärfer, als es bisher geschehen, getrennt und sowohl die geometrische als die mechanische Seite der Frage klarer beleuchtet zu haben. Die Untersuchungen, auf welche meine Darstellung sich stützt, wurden im Winter 1880/81 begonnen und im Sommer 1881 zum Abschluss gebracht. Während der letzteren Zeit erfreute ich mich der Unterstützung meines Assistenten, des Herrn Dr. H. Ambronn.

§ 2.

Das Ergreifen der Stütze in Folge der Nutationskrümmungen.

Beobachtet man eine Schlingpflanze von dem Augenblicke an, wo sie zu winden beginnt, so kann man leicht die Wahr-

nehmung machen, dass die nutirende Spitze sich zeitweise stark nach innen krümmt und dann ihre Endknospe gegen die Stütze drückt, während gleichzeitig ein um ca. 120—200° weiter rückwärts liegender Punkt ebenfalls mit der Stütze in Berührung tritt oder, wenn diese schon vorher zu Stande gekommen, darin verharrt. In der Horizontalprojection stellt sich dieser doppelte Contact unmittelbar nach der Herstellung so dar, wie er in Fig. 1—3 abgebildet ist. Der schattirte Kreis entspricht der Stütze; *a* und *b* sind die beiden Contactpunkte, zwischen welchen der nutirende Stengel um einige Millimeter von der Stütze absteht. Die junge Schlingpflanze ergreift also die Stütze in ähnlicher Weise, wie man etwa mittelst Daumen und Zeigefinger eine cylindrische Glasröhre oder ein leichtes Weinglas u. dgl. anzufassen pflegt. In beiden Fällen beträgt die für das Festhalten günstigste Divergenz der Contactpunkte einen halben Kreisumfang oder = 180°.

Genau dasselbe Verhalten zeigt aber auch das nutirende Ende älterer Pflanzen, welche bereits eine beliebige Zahl von Windungen gebildet haben. Die Endknospe wird von Zeit zu Zeit mit der Stütze in Berührung gebracht und bildet dann mit den obersten Internodien den in Fig. 1—3 dargestellten Bogen *b a*, welcher bei *a* in die fertigen, mehr oder weniger angedrückten Windungen übergeht. Die Stütze wird also im Verlauf des Windens immer wieder in derselben Weise gefasst.

Mit der Herstellung des erwähnten Doppelcontactes hat indess die Nutationskrümmung des Bogens *a b* noch nicht den höchsten Grad erreicht; das Bestreben, den Krümmungsradius zu verkleinern, dauert noch eine Zeit lang fort. Da jedoch die Stütze Widerstand leistet, so findet die zunehmende Spannung bloss darin ihren Ausdruck, dass der sichelförmige Raum zwischen Stütze und Bogen allmählich kleiner wird und oft vollständig verschwindet; der Bogen erscheint dann in seiner ganzen Länge an die Stütze angedrückt.

Die Grösse der Kraft, mit welcher die Endknospe gegen die Stütze gedrückt wird, lässt sich leicht durch die Gegenkraft bestimmen, welche nothwendig ist, um den bestehenden Contact aufzuheben. Am besten bedient man sich hierzu kleiner Gewichte, die man mittelst eines Fadens mit der Endknospe verbindet, wobei der unbequeme lothrechte Zug durch eine feine Rolle

leicht in einen wagrechten, zur Stütze rechtwinkligen umgesetzt werden kann (man denke sich z. B. die Rolle in Fig. 11 rechts neben der Endknospe fixirt). Bei *Calystegia dahurica* ergaben die in dieser Weise ausgeführten Messungen eine Spannung, welche im Maximum einem Gewicht von ca. 1 g das Gleichgewicht hielt; je kräftiger übrigens die Versuchspflanze, desto grösser die bei der Nutation wirksame Kraft.

Das Vorhandensein einer erheblichen Spannung lässt sich übrigens schon aus dem Umstande schliessen, dass die Endknospe oft um mehrere Millimeter nach innen schnellt, wenn der zwischen den Contactpunkten *a* und *b* befindliche Theil der Stütze entfernt wird. Man sieht überdies leicht ein, dass die Spannung nach erfolgter Herstellung des Contactes ganz allmählich zunehmen und mit dem Aufhören desselben wieder auf Null heruntersinken muss.

Wie diese Spannung auf die Form des Bogens *a b* einwirkt, kann am besten mit Hülfe elastischer Drähte veranschaulicht werden, die man in ähnliche Spannungen versetzt. In Fig. 1 und 2 sind die betreffenden Formveränderungen nach solchen Drähten, deren Krümmung der nutirenden Spitze einer *Calystegia* nachgebildet wurde, dargestellt. Der punktirte Bogen entspricht dem spannungslosen, der mit ausgezogenen Linien gezeichnete dem gespannten Zustand; der Contactpunkt *a* ist dabei unbeweglich mit der Stütze verbunden gedacht. Durchaus übereinstimmende Veränderungen wurden übrigens wiederholt auch an der lebenden Pflanze constatirt.

Man sieht sofort, dass die beiden Bogenlinien, nämlich die punktirte und die ausgezogene, vom Punkte *a* aus etwas divergiren, sich dann im Punkte *i* schneiden und zuletzt wieder divergiren. Ist also *a* im spannungslosen Zustande, während die Spitze *b* noch frei in der Luft schwebt, der oberste Contactpunkt der Windungen, so rückt dieser Punkt in Folge der Spannung ein wenig nach links, d. h. der Stengel wird an dieser Stelle durch den mechanischen Zug gegen die Stütze bewegt und an dieselbe angedrückt. Allerdings ist diese Verschiebung zunächst noch keine bleibende; das angedrückte Stück würde sofort elastisch zurückschnellen, wenn man die Spannung durch Entfernung der Stütze beseitigte. Man weiss aber, dass Spannungen, die längere Zeit dauern oder periodisch wiederkehren und jedes-

mal während eines endlichen Bruchtheils der Periode wirksam bleiben, sich theilweise in Wachsthum umsetzen. Dies geschieht auch in unserem Falle. Die ganze Nutationsperiode dauerte z. B. bei *Calystegia dahurica* unter den gegebenen Verhältnissen $1\frac{1}{2}$—2 Stunden; davon kamen bei einem Stützendurchmesser von 1 cm ca. 15—30 Minuten auf die Zeit zwischen der Herstellung des in Rede stehenden Contactes und dem Aufhören desselben. Je dicker die Stütze, desto länger dauert der jedesmalige Contact; erreicht sie das Maximum der zulässigen Dicke, so hebt sich die Endknospe niemals von der Stütze ab.

Es ist sonach klar, dass bei windenden Pflanzen ein Theil dieser periodisch wiederkehrenden, zu- und abnehmenden Spannungen sich in bleibende Krümmung umsetzen muss, und damit ist im Spiel der wirksamen Kräfte die erste Componente gegeben, welche das nutirende Ende oberhalb der fertigen Windungen nach der Stütze hinzieht und folglich ein Vorrücken des Contactpunktes bedingt.

In der Horizontalprojection Fig. 1 und 2, ebenso in allen thatsächlich gegebenen Fällen, in welchen der Bogen *a b* ausnahmsweise in die Querschnittsebene fällt, ist die angedeutete Krümmung die einzige bleibende Wirkung, welche sichtbar zur Erscheinung kommt. Sobald dagegen die Endknospe *b*, wie es gewöhnlich der Fall, merklich höher liegt als der Punkt *a*, so verursacht die vorhandene Spannung ausser der Krümmung zugleich eine der Windungsrichtung entgegengesetzte Torsion des Stengels in *a* und der ganzen rechts und links angrenzenden Region. Um sich hiervon zu überzeugen, braucht man nur einen beliebigen Bogen aus federndem Draht am einen Ende *a* so zu befestigen, dass derselbe in eine ca. 45° gegen den Horizont geneigte Ebene zu liegen kommt, und dann auf das obere freie Ende eine Horizontalkraft wirken zu lassen, welche dem Widerstand der Stütze entspricht; man wird alsdann direct beobachten und schon aus der ganzen Sachlage leicht entnehmen können, dass diese Kraft krümmend und drehend zugleich wirkt und dass die Drehung mit Bezug auf die Richtung des aufsteigenden Bogens gegenläufig ist.

Selbstverständlich ist diese Drehung, ebenso wie die Krümmung, zunächst keine bleibende, wird aber aus denselben Gründen allmählich in eine bleibende verwandelt. Jede Schling-

pflanze, die regelmässig windet, erscheint daher in den älteren, ausgewachsenen Internodien stets gegenläufig gedreht, also bei linksläufigen Windungen nach rechts, bei rechtsläufigen nach links. Diese antidrome Drehung ist ohne alle Beziehung zu den störenden localen Drehungen, welche durch den Druck der Blattstiele gegen die Stütze u. dgl. bedingt sind. Diese letzteren sind zufällig und darum ohne bestimmte Richtung; jene erstere dagegen ist mit dem Mechanismus des Windens untrennbar verknüpft.

Ebensowenig dürfen die starken homodromen Drehungen, die schon in den Arbeiten von Mohl und Palm erwähnt sind, in Rechnung gebracht werden, wenn die mittlere antidrome Torsion, soweit sie mit dem Winden nothwendig zusammenhängt, durch Beobachtung bestimmt werden soll. Denn jene mit der Windungsrichtung gleichsinnigen Drehungen finden nur statt, wenn die Pflanze an der Stütze ausgleitet oder über dieselbe hinauswächst oder aus irgend welchen andern Gründen an der regelmässigen Herstellung des Contactes verhindert wird; sie fallen also in die Zeit des Nichtwindens und müssen folglich als Störungen bezeichnet werden, die bei regelmässigem Winden gar nicht vorkommen.

Ohne diese antidromen Drehungen hätten auch die erwähnten bleibenden Krümmungen nicht die Bedeutung, die ich ihnen vorhin zugeschrieben habe. Denn streng genommen, kann der Bogen *amb* (Fig. 3) in zwei Hälften *am* und *mb* zerlegt werden, welche annähernd symmetrische, aber entgegengesetzte Krümmungen erfahren. Während z. B. das Stück *ac*, wie oben dargelegt wurde, nach der Stütze gezogen wird, wobei natürlich die Aussenseite des Stengels sich etwas verlängert, und die Innenseite verkürzt, so findet umgekehrt im Stück *db* eine bleibende Verlängerung der Innenseite und eine Verkürzung der Aussenseite statt. Dieses Stück *db* kommt aber später, nachdem die Stengelspitze sich um den halben Umfang der Stütze weiter vorgeschoben, in die Lage von *ac* und würde dann ungefähr eben so stark nach innen gekrümmt, wie vorher nach aussen, wenn nicht inzwischen eine Verschiebung der Krümmungsebene durch Drehung des Stengels stattfände. In Folge der Drehung aber erhält die Krümmung in *ac* das Übergewicht; es muss also mindestens ein Theil derselben zur bleibenden Krümmung werden.

§ 3.

Das Ergreifen der Stütze unter erschwerenden Bedingungen.

Die gewöhnlichen Stützen, welche den Schlingpflanzen sich darbieten, sind feste Objecte, die einer seitlichen Verschiebung Widerstand leisten; sie verhalten sich im Wesentlichen wie absolut starre, unbewegliche Stäbe. Solche Stützen gewähren für das Winden die günstigsten Bedingungen. Sobald nämlich das vorgestreckte nutirende Ende einer Schlingpflanze auf eine solche Stütze stösst und dadurch in seiner Bewegung gehemmt wird, ist der Anfang des Windens gegeben; zwar hat noch kein Ergreifen der Stütze stattgefunden, es wird aber mit Nothwendigkeit herbeigeführt.

Wie verhält sich nun aber die Pflanze, wenn die Stütze zwar ein festes Object ist, aber jedem seitlichen Druck widerstandslos nachgiebt? Offenbar werden dadurch die Bedingungen des Windens erheblich ungünstiger; denn bevor ein wirkliches Ergreifen durch die hierzu allein befähigten oberen Internodien stattgefunden hat, kann von einem Beginn des Windens selbstverständlich nicht die Rede sein. Dazu kommt, dass die bereits ergriffene Stütze sich wieder von der Pflanze entfernen kann, sobald die Nutationskrümmung schwächer geworden, die Greifwirkung also aufgehört hat. Nichtsdestoweniger muss das Winden nach dem Vorhergehenden auch unter solchen Verhältnissen möglich sein, sofern man dafür Sorge trägt, dass die Pflanze jedesmal, wenn sie sich zum Greifen anschickt, ihr Object wieder findet und nicht etwa in die leere Luft greift.

Um diese theoretische Folgerung empirisch zu prüfen, wurde ein Cylinder aus zusammengerolltem Papier (P in Fig. 9) an einem ca. anderthalb Meter langen Faden $h\ g$ aufgehängt und einer *Calystegia*, die eben am oberen Ende einer gewöhnlichen Stütze angekommen, als neue Stütze dargeboten. Der Papiercylinder war etwa 15 cm lang, 2 cm dick und wog etwas weniger als 1 g; sein Widerstand gegen seitliche Verschiebung war, wie bei einem Pendel, durch den Sinus des Winkels gegeben, den der Aufhängefaden mit der Verticalen bildete, betrug also stets nur einen kleinen Bruchtheil des Gewichts. Bei 15 mm seit-

licher Verschiebung erhält man z. B. einen Widerstand von $\frac{15}{1500} \times 1\,\text{g} = 10\,\text{mg}$, den man füglich gleich Null setzen darf.

Wie zu erwarten war, fasste der nutirende Stengel, nachdem er sich verlängert hatte, den Papiercylinder in gewohnter Weise an zwei ungefähr um 180° von einander abstehenden Punkten und hielt ihn eine Zeit lang fest. Als dann aber die Nutationskrümmung schwächer und der Contact wieder aufgehoben wurde, entzog sich der Cylinder, weil er inzwischen aus der Gleichgewichtslage verschoben worden war und nun in diese zurückkehrte, einer neuen Umschlingung; die Pflanze blieb also einstweilen ohne Stütze.

Um solche Störungen zu vermeiden, wurde bei den folgenden Versuchen zwischen den beiden Contactpunkten ein Bindfaden oder ein feiner Draht (*t s* in Fig. 9) über die Aussenseite des greifenden Bogens gezogen, wodurch dem Herausfallen des Papiercylinders nach dem Aufhören des Contactes vorgebeugt war. Die Versuchspflanze war also jetzt in der Lage, die losgelassene Stütze immer wieder von Neuem zu fassen, so oft die Nutationsbewegung in dasselbe Stadium trat. Soweit also die Möglichkeit des Greifens maassgebend ist, waren die zu stellenden Bedingungen erfüllt. Und in der That erfolgte unter solchen Verhältnissen ein regelmässiges Winden.

Schon diese Versuche mit dem frei herabhängenden, am oberen Ende befestigten Papiercylinder zeigen zuweilen recht deutlich, dass beim Ergreifen ein nicht ganz unerheblicher Druck auf die Oberfläche wirksam ist, denn die Axe des Cylinders stellt sich, sofern die beiden Contactpunkte in ungleicher Höhe liegen, merklich schief. Aber noch augenfälliger tritt diese Schiefstellung hervor, wenn der Cylinder nur wenig über seinem Schwerpunkte mittelst einer Queraxe aufgehängt wird, so zwar, dass der eine Contactpunkt unter, der andere über diese Axe zu liegen kommt. Die Neigung erreicht alsdann 10—20° und sie würde voraussichtlich noch grösser ausfallen, wenn es möglich wäre, die hierfür günstigsten Bedingungen empirisch herzustellen.

Ich unterlasse es, über weitere Variationen dieses Experiments zu berichten, da die Erscheinungen des Greifens in der Hauptsache immer dieselben waren. Der Contact kam gewöhnlich an zwei ungefähr opponirten Punkten zu Stande; zwischen

denselben, einerseits von der Stütze und andererseits vom greifenden Stengel begrenzt, befand sich der Eingangs erwähnte mondsichelartige Raum, welcher mit zunehmender Spannung schmäler, mit abnehmender wieder breiter wurde, und immer erfolgte normales Winden, wenn die Möglichkeit des wiederholten Greifens gegeben war.

§ 4.

Der Einfluss des Geotropismus.

Die Schwerkraft wirkt bekanntlich in zweierlei Weise auf die jüngeren Internodien der Stammorgane, sofern dieselben von der lothrechten Richtung abweichen, nämlich erstens durch die geotropische Aufwärtskrümmung (die nach unten concaven Krümmungen können hier vernachlässigt werden) und zweitens durch den nach dem Centrum der Erde gerichteten Zug, welcher zur Vermeidung von Verwechslungen und Unklarheiten als Wirkung des Eigengewichts bezeichnet werden mag. Beide Wirkungen kommen nun auch bei Schlingpflanzen in Frage und es bleibt zu ermitteln, ob sie zu den wesentlichen Bedingungen des Windens gehören oder nicht.

Lässt man eine Schlingpflanze sammt dem Topf, in welchem sie gezogen wurde, mittelst des Klinostats langsam rotiren, in der Art, dass die Stütze horizontal steht und sich um ihre eigene Axe dreht, so werden, wie leicht einzusehen, beide Wirkungen der Schwerkraft, der Geotropismus und das Eigengewicht, vollständig eliminirt. Bezüglich des Eigengewichts muss freilich noch die besondere Bedingung gestellt werden, dass das frei vorstehende Ende, so oft es über der Stütze liegt, keine andern Contactpunkte zeige, als wenn es nach einer halben Umdrehung nach unten gekehrt ist. Diese Bedingung erfüllte jedoch die Pflanze, wenn auch nicht immer, so doch in vielen Fällen von selbst.

Derartige Rotationsversuche ergaben nun stets ein negatives Resultat; die Pflanze nutirt nach allen Seiten, aber sie windet nicht, sondern wächst in ungefähr geradliniger Richtung und nahezu parallel mit der Stütze weiter (s. Fig. 6; *a* oberster Contactpunkt). Damit ist bewiesen, dass entweder die geotropische Krümmung, oder die Wirkung des Eigengewichtes, oder

beide zugleich für den Vorgang des Windens wesentlich sind. Aus den Versuchen, welche im folgenden Paragraphen beschrieben sind, geht nun aber hervor, dass die Pflanze auch dann zu winden fortfährt, wenn das Eigengewicht der Spitze vollständig oder sogar mehr als vollständig contrebalancirt wird, so dass weder ein Drehungsmoment, noch irgend ein nach unten gerichteter Zug sich geltend machen kann. Von den beiden Wirkungen der Schwerkraft fällt also das Eigengewicht ausser Betracht, der Geotropismus allein ist Bedingung des Windens.

Nachdem dies festgestellt, erübrigt nur noch, die mechanischen Wirkungen der geotropischen Krümmung darzulegen. Wir werden bald erkennen, dass sich hieraus dieselben Momente ergeben, die schon beim Ergreifen der Stütze zur Wirkung kamen, nämlich ein Drehungsmoment und ein Biegungs- oder Krümmungsmoment. Auch wirken beide in demselben Sinne wie oben; das Drehungsmoment bedingt antidrome Torsion, das Biegungsmoment Krümmung nach der Stütze hin.

Um sich hiervon zu überzeugen, denke man sich ein nutirendes Ende in der Stellung Fig. 10, *A*. Der Punkt *a* sei der oberste Contactpunkt, der Bogen *a b* bilde in der Horizontalprojection (Fig. 10, *B*) ungefähr einen Halbkreis, der Punkt *b* stehe um einige Millimeter von der Stütze ab. Dann leuchtet ein, dass der Geotropismus aufrichtend auf den Bogen *a b* wirken muss; namentlich wird die Aufwärtskrümmung zwischen *p* und *q* ganz direct dazu beitragen, das Ende *b* der Stütze näher zu bringen und endlich den Contact mit derselben herbeizuführen. Der Bogen *a b* zeigt alsdann die Lage $a\,b_1$. Damit ist indessen die Wirkung des Geotropismus noch nicht abgeschlossen; dieselbe dauert auch nach Herstellung des Contactes fort und verursacht nun dieselben Spannungen, wie sie beim Ergreifen der Stütze in Folge der Nutationskrümmung entstehen. Wäre die Stütze frei und ohne Widerstand beweglich, so würde sie sich etwas schief stellen; da sie es nicht ist, so wirkt ihr Widerstand in b_1 drehend und krümmend zugleich auf den bei *a* liegenden Stengeltheil.

Geotropische und Nutationskrümmungen addiren sich also in ihren Wirkungen. Beide sind für das Winden gleich unentbehrlich, wenn sie auch quantitativ ungleich betheiligt sein

mögen. Ihr Gesammteffect in Bezug auf Torsion ist gerade gross genug, um eine Auswärtskrümmung in Folge der Nutation zu verhüten. So oft der Contact zwischen Endknospe und Stütze hergestellt wird, geht die Krümmung zunächst mehr oder weniger genau nach innen, was sich natürlich bloss durch Vergrösserung der Spannung verräth, dann in schiefer oder zur Stütze paralleler Richtung nach oben, wobei die Endknospe thatsächlich und meist ruckweise aufwärts gleitet. Aber während dies geschieht, vollzieht sich auch die in Rede stehende antidrome Torsion, so dass die ursprüngliche Innenseite, auf welche nun im weiteren Verlauf der Nutationsbewegung die Convexität übergeht, sich gleichzeitig mehr nach unten verschiebt. Es kommt deshalb nicht zu einer nach aussen concaven Krümmung, sondern höchstens zur Aufhebung des Contactes. Ausser dem Gegendruck der Stütze trägt übrigens auch die Reibung der Endknospe an der Oberfläche dazu bei, die antidrome Torsion zu steigern und dadurch die Auswärtskrümmung derjenigen Internodien zu verhindern, welche dabei irgendwo den Reibungswiderstand zu überwinden hätten.

Eine vollständig klare Einsicht in diese complicirten mechanischen Vorgänge lässt sich indessen nur gewinnnen, wenn man die successiven Stadien der fraglichen Krümmungs- und Torsionsbewegungen von Zeit zu Zeit, etwa alle Viertelstunden, durch geeignete Nachbildungen fixirt. Ich wählte hierzu Bleiröhren, wie man sie bei Luftdrucktelegraphen anwendet. Dieselben sind hinlänglich biegsam und haben überdies den erforderlichen Durchmesser, um die an der Pflanze selbst angebrachten Tuschpunkte oder Tuschlinien mit der nöthigen Genauigkeit nachzubilden (beispielsweise mittelst Silbernitrat). Hat man in dieser Weise alle wichtigeren Bewegungszustände während 2—3 Nutationsperioden naturgetreu modellirt, so hält es bei sorgfältiger Vergleichung der Modelle nicht schwer, die während der Beobachtung eingetretenen Veränderungen auf ihre mechanischen Ursachen zurückzuführen. Blosse Beschreibungen und Skizzen dagegen erweisen sich für diesen Zweck als ungenügend.

Es liegt nämlich die Gefahr nahe, die hier zu erörternden mechanischen Probleme für einfacher zu halten, als sie wirklich sind. Man darf sich z. B. nicht vorstellen, dass die antidrome Torsion für einen gegebenen Punkt auf der Stengeloberfläche

innerhalb 24 Stunden soviel Kreisumläufe betrage, als die Nutationsbewegung in entgegengesetzter Richtung beschreibt. Wäre dies richtig, so müsste z. B. eine Schlingpflanze mit zweistündiger Nutationsperiode, wenn sie nach 24 Stunden eine neue Windung gebildet hat, auf die Gesammtlänge dieser Windung 12 Torsionsumdrehungen zeigen, während sie in Wirkkeit vielleicht nur um 300—400° gedreht erscheint. Aus diesem Grunde ist auch die Ansicht von de Vries, nach welcher die constant nach innen gerichtete Concavität der nutirenden Spitze durch das Drehungsmoment derselben bedingt sein soll, von vorne herein zu verwerfen. Denn die wirkliche, angeblich vom Drehungsmoment herrührende Torsion ist pro Längeneinheit stets viel kleiner, als der in Graden ausgedrückte Betrag der Nutationsbewegung während der Herstellung einer solchen Einheit durch Wachsthum.

Auch die Annahme, dass die Nutation bei regelmässigem Winden durch irgend eine Ursache verhindert werde, steht mit den Thatsachen im Widerspruch. Die Pflanze nutirt vielmehr in sehr auffälliger Weise fort. Ihre Endknospe erscheint bald steil aufgerichtet, bald bis zur Horizontalen niedergedrückt; jetzt hebt sie sich von der Stütze ab, dann tritt sie wieder mit ihr in Contact. Verhindert wird also nicht die Nutation, sondern nur die nach aussen concave Krümmung und auch dies nur theilweise durch die erwähnte antidrome Torsion. Diejenigen Stengeltheile, welche von der Endknospe oder irgend einem anderen Contactpunkte in acrofugaler Richtung um eine halbe Windung abstehen, können einfach deshalb sich nicht nach aussen krümmen, weil die biegende Componente der Contactwirkung nach innen zieht. Die Contactwirkung selbst aber erstreckt sich von der Endknospe mindestens auf eine ganze Umwindung nach rückwärts. Denn sobald man die Pflanze in der oben geschilderten Weise langsam rotiren lässt und dadurch den Geotropismus eliminirt, rollt sich die oberste Windung wieder ab und die etwa noch bleibenden schwachen Krümmungen werden durch die starke, gleichsinnige Torsion, die beim Nichtwinden sofort eintritt, bald vollständig verwischt. Ältere Windungen dagegen, welche längere Zeit den krümmenden und drehenden Kräften ausgesetzt gewesen, zeigen keine oder doch nur geringe Veränderungen.

Nach dem Gesagten ist nun auch vorauszusehen, dass das Winden in all' den Fällen unmöglich ist, in welchen das Zustandekommen des Contactes auf irgend eine andere Weise, statt durch Rotation, verhindert wird. Setzt man z. B. den oberen Theil der Stütze aus kurzen Stücken zusammen, die man mittelst axiler Drahtstifte auf einander befestigt, und entfernt jedesmal, so oft der Contact der Endknospe bevorsteht und so lange er dauern würde, das in gleicher Höhe befindliche Stück der Stütze sammt den darüber liegenden, so verhält sich die Pflanze, als ob gar keine Stütze vorhanden wäre, d. h. sie windet nicht, sondern richtet sich auf und zeigt gleichsinnige Drehung.

§ 5.

Über den vermeintlichen Einfluss des Eigengewichtes der Spitze.

Schon oben wurde die Behauptung aufgestellt, dass das Drehungsmoment des frei vorstehenden Sprossgipfels nicht zu den wesentlichen Bedingungen des Windens gehöre. Hier soll nun die Richtigkeit dieser Behauptung durch experimentelle Belege erwiesen werden.

Das Drehungsmoment des frei nutirenden Gipfels lässt sich in zwei Factoren zerlegen, nämlich in das Eigengewicht desselben und in die Länge des wirksamen Hebelarmes. Ist z. B. $a\,b$ (Fig. 12) der Gipfel, p dessen Schwerpunkt, G das Eigengewicht, so beträgt das Drehungsmoment für den Punkt $a = G \times p\,r$, wenn $p\,r$ das Perpendikel auf die Tangente von a darstellt.

Die Grösse des Eigengewichtes variirt natürlich sehr je nach der Versuchspflanze. Für *Calystegia dahurica* gestatten jedoch die nachstehend verzeichneten Ergebnisse verschiedener Wägungen eine approximative Schätzung. Die Sprossgipfel rührten sämmtlich von Exemplaren her, welche unter denselben Bedingungen (in dunstgesättigter Luft bei ca. 30° C.) vegetirt hatten, wie die eigentlichen Versuchsobjecte. Freilandpflanzen sind kräftiger gebaut, die Enden oft mehr als doppelt so schwer.

1) Sprossgipfel von 8 cm Länge, frisch abgeschnitten und gewogen: 103 mg.

2) Sprossgipfel von 5 cm Länge, nach Entfernung eines Blattes frisch gewogen: 45 mg.
3) Sprossgipfel von 6,5 cm Länge, aussergewöhnlich dünn: 20 mg.
4) Sprossgipfel von 14 cm Länge: 125 mg.

Da nun die Gesammtlänge *a b* des frei nutirenden Gipfels gewöhnlich nicht über 4—5 cm beträgt, so ist klar, dass das durchschnittliche Eigengewicht, welches bei *Calystegia dahurica* zur Geltung kommt, mit 80 mg jedenfalls vollständig contrebalancirt werden kann. Demgemäss wurde ein etwas grösseres Gewicht, nämlich 100 mg, an einen Coconfaden oder auch an einen Bindfaden gehängt, der über eine feine Rolle gezogen und mit dem andern Ende an der Spitze der Versuchspflanze befestigt war (Fig. 11). Die Rolle selbst wog nur 2,7 g, hing an einem etwa anderthalb Meter langen Faden und konnte somit von der fortwachsenden Spitze fast widerstandslos gedreht oder im Kreise herumgeführt werden. Sie war auch so empfindlich, dass ein Übergewicht von 10 mg bei einer Belastung von 100 mg und bei Anwendung des weniger biegsamen, aber bequemeren Bindfadens genügte, um unter allen Umständen eine Bewegung hervorzurufen. Der thatsächlich auf die Endknospe wirkende Zug betrug also mindestens 90 mg. Auch bemerke ich noch, dass die Empfindlichkeit der Rolle durch das Hängen im feuchten Raum während 7 Tagen nicht merklich verändert wurde.

Diesen Versuch habe ich mehrere Male wiederholt und stets dasselbe Resultat erhalten: das Winden wurde nicht gestört. Die einzelnen Versuchspflanzen blieben dem Zug des Gegengewichts jedesmal so lange ausgesetzt, bis sie wenigstens eine ganze Windung gebildet hatten.

Übrigens giebt es noch ein viel einfacheres Mittel, um sich von der Wirkungslosigkeit des Eigengewichtes zu überzeugen. Lässt man nämlich eine Schlingpflanze um eine Stütze winden, deren Dicke ungefähr dem zulässigen Maximum gleichkommt, so bleibt die Endknospe ununterbrochen mit der Oberfläche im Contact, und die durch den Druck bedingte Reibung ist gross genug, um das Eigengewicht vollständig ausser Wirkung zu setzen; die Endknospe bleibt unbeweglich an ihrer Stelle, wie wenn

sie durch ein entsprechendes Gewicht contrebalancirt wird. Für *Calystegia dahurica* genügt schon ein Durchmesser von 2,5 cm, um dieses Ziel zu erreichen. Die Pflanze wächst auf der Oberfläche einer solchen Stütze gleichsam kriechend, mit stetig angeschmiegtem Gipfel, fort und bildet regelmässige Windungen.

Für diejenigen, welche diese Versuche zu wiederholen beabsichtigen, füge ich noch bei, dass die Anwendung einer feinen Rolle behufs Herstellung eines genau bekannten Zuges nach oben nicht wohl zu umgehen ist. Glasstäbe, Drahtstücke etc., über welche der belastete Bindfaden gezogen wird, verursachen eine viel zu starke und namentlich eine viel zu variable Reibung, als dass auf diesem Wege ein sicheres Experimentiren möglich wäre. Man weiss nie genau, ob die thatsächlich wirksame Zugkraft auch gross genug ist, um das Eigengewicht der Spitze zu eliminiren. Ein allzugrosses Übergewicht, das allerdings solche Zweifel nicht aufkommen liesse, darf aber andererseits unter keinen Umständen angewandt werden, weil dasselbe vermöge seines Drehungsmomentes starke homodrome Torsionen und zuletzt ein Abgleiten von der Stütze herbeiführen würde. Es ist also nothwendig, das Eigengewicht der Spitze approximativ zu bestimmen und das Gegengewicht nicht mehr als höchstens bis zum doppelten Betrag zu steigern.

Bei meinen vorläufigen Versuchen mit *Calystegia* erwies sich z. B. schon ein Gegengewicht von 200 mg als zu hoch gegriffen. Der untere Theil der nutirenden Spitze zeigte am andern Tage starke homodrome Torsion, welche nur durch den allzukräftigen Zug nach oben bedingt sein konnte, und zuletzt erfolgte Abgleiten der Endknospe nach rückwärts. In gleicher Weise sind zum Theil auch die von de Vries (a. a. O., S. 325) beschriebenen, durch ein Gewicht von 2,5 g veranlassten oder doch voraussichtlich sehr gesteigerten Torsionen zu erklären.

§ 6.

Der Durchmesser der Stütze und die Neigung der Windungen.

Nach dem, was oben über das Ergreifen der Stütze gesagt wurde, besteht zwischen der Länge des nutationsfähigen Gipfels, sowie der Stärke der Nutationskrümmungen einerseits und der

maximalen Dicke der Stütze, um welche die Pflanze noch winden kann, andererseits eine leicht zu überblickende Wechselbeziehung. Soll z. B. ein Baum von 4 Fuss Umfang als Stütze umschlungen werden, so muss der nutationsfähige Theil der Pflanze jedenfalls etwas mehr als 2 Fuss lang sein, um in schief aufstrebender Stellung einen mechanisch wirksamen Doppelcontact herstellen zu können; auch muss der Radius der Nutationskrümmungen demjenigen der Stütze einigermaassen angepasst sein.

In der That bilden die Bäume umschlingenden Lianen der Tropen, soweit ich nach den in unsern Gärten cultivirten Repräsentanten derselben mir ein Urtheil erlauben darf, sehr lange Triebe, welche einen ziemlich dicken Stamm im Halbkreis zu umspannen vermögen, und auch der einheimische Hopfen und vielleicht in noch höherem Grade *Lonicera Periclymenum* sind vermöge der nämlichen Eigenschaft für dickere Stützen angepasst, als z. B. *Calystegia, Ipomoea* oder *Phaseolus.* Der nutirende Bogen, welcher das Greifen bewerkstelligen soll, befindet sich einer zu dicken Stütze gegenüber in derselben Lage, wie z. B. eine menschliche Hand, welche mit Daumen und Finger ein cylindrisches Object von ca. 15—20 cm Durchmesser oder darüber zu fassen bemüht ist; er ist zu kurz, um den Contact an zwei annähernd opponirten Punkten herzustellen, und gleitet daher leicht aus, wodurch das Winden unmöglich wird.

Wie steil die Windungen einer Schlingpflanze ansteigen, wenn die Stütze die grösstmögliche Dicke besitzt, ist eine Frage, die sich wohl nur empirisch lösen lässt. Nach Beobachtungen an *Calystegia* beträgt dieser Grenzwerth der Neigung, gemessen an Stützen von 2,5 cm Durchmesser, ungefähr 40—45°. Von diesem Werth ausgehend, ist dagegen aus theoretischen Gründen vorauszusehen, dass die Windungen mit abnehmender Dicke der Stütze steiler werden müssen, weil alsdann der Spielraum für die geotropische Aufwärtskrümmung sich mehr und mehr vergrössert. Das Maximum der Steilheit muss bei einem schlaff gespannten Bindfaden eintreten, der nicht bloss eine minimale Dicke, sondern überdies noch eine gewisse Biegsamkeit besitzt.

Die Erfahrung bestätigt diese theoretischen Folgerungen. Bei *Calystegia dahurica* erreicht die Neigung der Windungen schon bei einer Stütze von 4 mm Durchmesser ca. 70—75°, differirt also von dem beobachteten Minimalwerth um volle 30°. Noch

dünnere Stützen ergeben eine Steigerung bis auf ca. 85° und darüber.

Mit der Neigung variirt natürlich auch der gegenseitige Abstand der Windungen. Derselbe betrug bei *Calystegia*, wenn die Stütze = 2,5 cm dick war, ca. 7 cm und sank beim Winden um eine 4 mm dicke Glasröhre auf 2,5 cm herunter.

Ähnliche Differenzen in Bezug auf Neigung und Abstand der Windungen beobachtet man auch bei anderen Schlingpflanzen. So betrug z. B. die Neigung einer *Ipomoea*, die sich um eine hölzerne Stütze von 6 mm Durchmesser gewunden hatte, ca. 76° und der durchschnittliche Abstand der Windungen = 7 cm, während ein anderes Exemplar derselben Pflanze, das eine 1,5 cm dicke Stütze umwand, nur ca. 58° gegen die Horizontale geneigt war, wobei die Höhe der Windungen ca. 7,5 cm erreichte.

Ein nachträgliches Steilerwerden der fertigen Windungen, wie es de Vries als wahrscheinlich hinstellt, habe ich bei meinen Versuchen niemals beobachtet. Die Windungen blieben in allen maassgebenden Fällen absolut unverändert; man kann sich auch leicht überzeugen, dass sie durch die biegenden Componenten der Contactwirkung fest an die Stütze angedrückt werden, so dass in der Regel jede Verschiebung durch die gewöhnlichen, beim Winden wirksamen Kräfte ausgeschlossen ist.

§ 7.

Zur Bestimmung der antidromen Torsion.

Obschon die bisherigen Beobachter ihr Augenmerk mehr auf die gleichsinnige Torsion nicht windender Sprosse, als auf die durch das Winden bedingte gegenläufige gerichtet haben[1]), so ist doch leicht zu constatiren, dass der Stengel schlingender Pflanzen bei regelmässigem Winden stets antidrom gedreht ist und folglich homodrome Drehungen in diesem Falle gar nicht vorkommen. Man braucht nur einen der bessern Schlinger unter Verhältnissen zu cultiviren, welche etwaige Störungen zu besei-

[1]) Vgl. die einschlägigen historischen Notizen bei de Vries (a. a. O., S. 330). Die mechanischen Betrachtungen Darwin's (a. a. O., S. 128) und die von Nägeli und mir im „Mikroskop" (2. Aufl., S. 419 unter e) aufgestellte Beziehung bedürfen, wie aus dem Folgenden erhellt, der Ergänzung und theilweise der Berichtigung.

tigen oder doch zu controliren gestatten, um die Richtigkeit dieser Thatsache durch unmittelbare Beobachtung ausser Zweifel zu stellen.

Ich halte es deshalb für überflüssig, die scheinbar widersprechenden Angaben früherer Autoren hier speciell zu berücksichtigen; denn die Frage, ob die beobachteten homodromen Drehungen wirklich bei regelmässigem Winden oder vielmehr während der Zeit des Nichtwindens entstanden, ist von keinem derselben gestellt worden. Doch bemerke ich noch ausdrücklich, dass ich *Lygodium scandens*, von welchem bei Darwin (a. a. O, S. 31) die Rede ist, ebenfalls untersucht und an den gewundenen Stellen stets antidrome Torsion beobachtet habe. Die entgegengesetzten Drehungen kommen also voraussichtlich auch hier nur während der Zeit des Nichtwindens zu Stande[1]).

In diesem Sinne erklärt sich auch die bekannte Angabe Léon's, dass *Phaseolus multiflorus* constant antidrom tordirt sei, während *Convolvulus* bald rechts- und bald linksläufige Drehungen zeige[2]). Nach meiner Auffassung ist damit gesagt, dass *Phaseolus* regelmässig, *Convolvulus* dagegen unregelmässig gewunden hatte und deshalb neben antidromen auch homodrome Torsionen zeigte, welche letztere natürlich bloss während der Zeit des Nichtwindens entstanden.

Soweit wäre also die Sachlage klar. Sobald es sich aber darum handelt, den Betrag der antidromen Drehung mit möglichster Genauigkeit zu ermitteln, wird es nothwendig, die geometrische Seite der Frage etwas genauer zu prüfen, als es bisher geschehen ist.

Nehmen wir zunächst an, es werde ein cylindrischer Stab

[1]) Damit in Übereinstimmung schreibt mir Hr. Dr. H. Ambronn, der inzwischen nach Leipzig übersiedelte, von dort aus: „*Lygodium scandens* ist im hiesigen Garten nicht vorhanden. An einem Exemplare des hiesigen Herbariums, welches mit der Stütze gesammelt war, fanden sich zwei gut erhaltene Windungen, die beide deutlich antidrome Torsion zeigten." Ebenso verhält sich, nach weiteren Mittheilungen Ambronn's zu schliessen, *Lygodium volubile* und *Blechnum volubile*, welche beide im Leipziger Garten cultivirt werden.

[2]) Léon, Bull. Soc. Bot. de France, Tome V (1858), p. 356. Die betreffende Angabe lautet wörtlich: „La direction de la torsion des axes n'est pas invariable, même sur la même tige; elle est très souvent en sens inverse de la volubilité dans les Liserons, constamment dans le Haricot d'Espagne (*Phaseolus multiflorus* Willd.).

durch successive Biegungen in verschiedenen Ebenen schraubenlinig um eine Stütze herumgeführt. Die Einrichtung sei so getroffen, dass jede Biegung durch ein Charniergelenk mit quer gestellter Drehungsaxe (s. Fig. 13 u. 14) ausgeführt werden kann. Wie verläuft alsdann eine ursprüngliche Longitudinallinie des geraden Stabes im gewundenen Zustand?

Man ersieht sofort aus den citirten Figuren, welche die beiden Zustände veranschaulichen, dass eine solche Krümmung einen scheinbar spiraligen Verlauf der Seitenlinie *ab* bedingt; denn während der untere Endpunkt (bei *a* in Fig. 14) auf der Aussenseite der Windung liegt, erscheint *b* nach oben und jeder noch höher gelegene Punkt mehr oder weniger nach innen gerückt. Es hat also von *a* bis *b* eine scheinbare Torsion von ca. 90^0 stattgefunden, was für eine ganze Windung ca. 180^0 ergiebt. Von einer wirklichen Torsion, d. h. von einer Verschiebung der successiven Querschnittsscheiben in der Art, wie ein laufender Mühlstein auf dem andern sich verschiebt, kann jedoch unter den gegebenen Umständen nicht die Rede sein; der Stab ist bloss nach verschiedenen Seiten gekrümmt, beziehungsweise zwischen je zwei Stücken durch Bewegung der Charniergelenke quer gebrochen worden.

Für die genauere Berechnung dieser scheinbaren Drehungen, welche beim Biegen um eine Queraxe immer eintreten, ist es zweckmässig, zwei- bis vielkantige Stützen vorauszusetzen und die Windungen so herzustellen, dass sie sich der jedesmaligen Stütze dicht anlegen. Die successiven Biegungen mittelst der Gelenke finden alsdann nur in den Kanten statt, wodurch die Aufgabe etwas vereinfacht wird.

Sei also *AB* (Fig. 5) ein reguläres dreikantiges Prisma und *ms* die Kante, um welche die bezeichnete Biegung vollzogen werden soll. Denken wir uns jetzt den gegebenen Stab (Fig. 13) in der Richtung *qr* so auf das Prisma gelegt, dass eines der Gelenke auf die Kante *ms* fällt, und drücken wir hierauf den rechts und links liegenden Theil nach unten, bis sich beide an die in *ms* zusammenstossenden Prismenflächen angelegt haben. Dann wird eine Seitenlinie des Stabes, welche auf der links liegenden Prismenfläche genau nach aussen gewendet ist, auf der benachbarten etwas nach oben zu stehen kommen, und es fragt sich nun, wie viele Grade diese scheinbare Drehung beträgt.

Um diesen Drehungswinkel zu bestimmen, legen wir durch die beiden in der Kante *ms* zusammenstossenden Theile des Stabes eine auf der hintern Prismenfläche *AB* senkrechte Ebene *pqr*, welche mit den beiden andern Flächen eine dreikantige körperliche Ecke bildet; die drei Kantenwinkel derselben sind *qpr*, *qps* und *spr*. Es leuchtet nun ein, dass der zu bestimmende Drehungswinkel gleich ist der Differenz zwischen den beiden Winkeln, welche unsere Schnittfläche *qpr* mit den beiden Prismenflächen *qps* und *spr* bildet. Diese Winkel sind aber nichts anderes als die Flächenwinkel der genannten körperlichen Ecke für die Kanten *qp* und *pr*. Setzen wir jetzt noch die Neigung der Windungen $= 45^0$, so wird der Kantenwinkel *qps* ebenfalls $= 45^0$ und $spr = 135^0$. Da ferner der Prismenwinkel in der Kante *ps* gleich 60^0 ist, so ist hiermit die Aufgabe in die gewünschte mathematische Form gebracht und kann nun sowohl auf geometrischem Wege als mit Hülfe der sphärischen Trigonometrie gelöst werden. Ich wähle die letztere Lösung.

Das sphärische Dreieck, welches unserer Aufgabe entspricht, ist in Fig. 8 veranschaulicht und in üblicher Weise bezeichnet. Gegeben sind der Winkel $C = 60^0$ und die Seiten $b = 135^0$ und $a = 45^0$; gesucht wird die Differenz $A-B$, welche nach der Formel

$$\operatorname{tang}\frac{A-B}{2} = \cot\tfrac{1}{2}C \cdot \frac{\sin\frac{1}{2}(a-b)}{\sin\frac{1}{2}(a+b)} = \cot 30^0 \cdot \frac{\sin -45^0}{\sin 90}$$

zu berechnen ist. Man erhält für die Kante *ms* eine scheinbare Drehung von $101^0\ 32'$, folglich für alle drei Kanten oder eine ganze Windung $= 304^0\ 36'$.

In gleicher Weise lassen sich nun auch die scheinbaren Torsionen für vier-, fünf- bis vielkantige Prismen berechnen; man hat nur nöthig, in obiger Formel die entsprechenden Winkelwerthe einzusetzen. Nachstehend sind die Ergebnisse der Rechnung für einige Fälle zusammengestellt (s. S. 424).

Für die cylindrische Stütze beträgt hiernach die scheinbare Drehung, wenn wir die Secunden vernachlässigen, ebenfalls $254^0\ 26'$ pro Windung, d. h. eine ursprüngliche Seitenlinie rückt beispielsweise von der Aussenseite eines windenden Stengels nach oben, dann nach innen und unten, und erreicht nach 1,4 Windungen wieder die Aussenseite.

Stütze	Scheinbare Torsion bei 45° Neigung	
	pro Windung	pro Kante
3 kantig	304° 36'	101° 32'
4 kantig	282° 8'	70° 32'
5 kantig	271° 50'	54° 22'
6 kantig	266° 24'	44° 24'
10 kantig	258° 40'	25° 52'
20 kantig	256° —	12° 48'
100 kantig	254° 26'	2° 32' 40"
200 kantig	254° 26'	—

Der Betrag der scheinbaren Drehung nimmt unter gleichen Umständen mit der Neigung der Windungen zur Horizontalen ab und zu. Je steiler die Windungen, um so stärker die Drehungen. Dies lässt sich sowohl durch Rechnung beweisen, als auch mit Hülfe des Apparates Fig. 13 u. 14 veranschaulichen, indem der letztere verschieden geneigte Windungen nachzubilden gestattet. Nur darf hierbei nicht übersehen werden, dass die Bestimmung der Torsionsgrösse durch unmittelbare Beobachtung auf Genauigkeit keinen Anspruch erheben darf, sondern einzig und allein den Zweck haben kann, das Steigen und Fallen der Werthe im Allgemeinen darzuthun.

Einige der auf diesem Wege erhaltenen Winkelwerthe sind in folgender Übersicht zusammengestellt (s. S. 425). Der Neigungswinkel wurde aus der gemessenen Höhe und Länge eines Schraubenganges berechnet und die Lage der schwarzen Linie am Ausgangs- und Endpunkt auf einem Kreise so genau als möglich angegeben; der gegenseitige Abstand konnte alsdann mit dem Transporteur gemessen werden. Die letzte Columne enthält überdies die genaueren berechneten Werthe des Drehungswinkels. Die Berechnung wurde, um den Einfluss des Neigungswinkels recht augenfällig hervortreten zu lassen, für 10 kantige, also annähernd runde Stützen auf verschiedene Neigungen zwischen 45° und 85° ausgedehnt.

Ganz anders stellt sich dagegen der Verlauf der Seitenlinien eines gewundenen Stengels heraus, wenn die jedesmaligen Biegungen um schiefe, statt um quergestellte Axen stattfinden. Wählen wir zur Orientirung wieder 3- bis mehrkantige Stützen und setzen wir den extremen Fall voraus, dass die Axen der

Charniergelenke, die wir uns auch hier in den Kanten angebracht denken wollen, mit den letzteren parallel verlaufen. Dann verhält sich der windende Stengel wie ein Papierstreifen (Fig. 15), welcher um die Stütze gewunden und über jeder Kante, dem Verlaufe derselben entsprechend, gebrochen wird: die scheinbare Drehung unterbleibt, alle Seitenlinien behalten ihre relative Lage zur Stütze. In dieser Art sind z. B. auch die Ranken von *Bryonia* gewunden, wo bekanntlich die morphologisch obere Seite durchgehends die Aussenseite der Windungen bildet.

Stütze oder deren Raum	Neigung der Windungen	Scheinbare Torsion pro Windung	
		beobachtet	berechnet
3 kantig	10° 40′	ca. 100°	106° 42′
4 kantig	15° 33′	ca. 115°	120° —
5 kantig	21° 20′	ca. 140°	148° —
6 kantig	28° 45′	ca. 180°	186° —
7 kantig	35° 33′	ca. 200°	219° 20′
8 kantig	38° 41′	ca. 225°	232° 16′
9 kantig	43° 15′	ca. 245°	252° —
[10 kantig	45° —	—	258° 40′]
10 kantig	55° 32′	ca. 280°	300° —
10 kantig	65° —	—	328° 20′
10 kantig	75° —	—	348° 20′
10 kantig	85° —	—	358° 40′

Wie verhält sich nun die windende Pflanze gegenüber diesen Extremen? Offenbar nähert sie sich dem letzteren Extrem (das denn auch die Autoren stillschweigend als gegeben betrachten), jedoch ohne demselben ganz zu entsprechen. Wir wissen ja, dass der greifende Bogen des nutirenden Gipfels nicht die constante Neigung der fertigen Windungen besitzt. Derselbe nutirt vielmehr nach oben und unten und ist demgemäss bald steil aufgerichtet, bald quer oder nahezu quer gestellt, und auch der zum Greifen nöthige Doppelcontact kommt bei sehr verschiedener Neigung zu Stande. Die biegenden Componenten der Contactwirkung treffen also jedesmal einen etwas veränderten Hebelapparat. Steht der Bogen horizontal, so findet die Biegung um eine zu seiner Längsrichtung quer gestellte Axe statt; steht er dagegen schief, so verschiebt sich begreiflicherweise auch die Axe, um welche die Biegung erfolgt. Da nun die einzelnen

Biegungsvorgänge sich einer genauen Bestimmung entziehen, so folgt aus dem Gesagten, dass auch die Berechnung der scheinbaren Torsionen keineswegs mit mathematischer Schärfe durchführbar ist. Es kann folglich vorkommen, dass es unmöglich ist zu sagen, ob ein Internodium wirklich gedreht oder nicht gedreht ist; denn der Nullpunkt, von dem aus zu rechnen wäre, ist unbekannt.

Da indess die biegenden Componenten, wie schon oben betont wurde, auf eine ganze Windung zurückwirken und die untere Hälfte dieses Windungsumlaufes sich doch schon mehr der mittleren Neigung nähert, so ist es wahrscheinlich, dass die bleibenden Krümmungen durchschnittlich unter Verhältnissen stattfinden, welche dem zweiten der oben erwähnten Extreme näher stehen als dem ersten.

Man wird sich also nicht allzuweit von der Wahrheit entfernen, wenn man in Übereinstimmung mit den bisherigen Beobachtern einen gewundenen Stengel, an welchem durchgehends die nämliche Kante auf der Aussenseite der Windungen verläuft, als nicht gedreht bezeichnet. Aber genauer genommen, erscheinen die ursprünglichen Seitenlinien der Internodien nach Herstellung der Windungen in ihrer Lage zur Stütze etwas verschoben, d. h. schwach gedreht und zwar mit Bezug auf die Windungen gegenläufig. Die wirkliche antidrome Torsion ist daher immer etwas kleiner, als sie beim Abmessen von der Aussenseite der Windungen aus gefunden wird.

Beobachtungen über die Grösse der antidromen Torsion habe ich nur an *Calystegia dahurica* mit einiger Sorgfalt angestellt und zwar der grösseren Sicherheit wegen an Versuchsexemplaren, welche eine Zeit lang regelmässig gewunden hatten. Die Torsionsgrösse erreichte hier ungefähr 430 Grad pro Windung. Frei in der Natur vorkommende Schlingpflanzen sind für solche Messungen im Allgemeinen nicht günstig, da hier ein Winden ohne Störungen zu den Seltenheiten gehört. Sobald beispielsweise das nutirende Ende, nachdem es sich vorher steil aufgerichtet, an der Stütze rückwärts ausgleitet, treten die bekannten homodromen Torsionen ein, die stets so lange dauern, bis das regelmässige Winden wieder fortgesetzt wird. Es ist einleuchtend, dass die Zuverlässigkeit der Beobachtungen, die man nachträglich am gewundenen Stengel anstellt, durch solche Störungen beeinträchtigt

wird. Noch weniger sind cultivirte Pflanzen zu gebrauchen, bei welchen die Hand des Gärtners nachgeholfen hat.

Man darf übrigens nicht erwarten, dass der Betrag der antidromen Torsion eine constante Grösse sei. Denn das Verhältniss zwischen biegenden und drehenden Componenten ist in den verschiedenen Punkten des noch nicht fixirten Gipfeltheils, dessen Länge nach Früherem ungefähr eine Windung beträgt, jedenfalls merklich verschieden. Der greifende Bogen entwickelt zuweilen, so oft er nämlich horizontal gestellt und mit der Stütze im Doppelcontact ist, nur krümmende Kräfte, der mehr aufgerichtete, rückwärts liegende Theil dagegen stets auch drehende, und zwar nehmen diese letzteren mit der Steilheit der Windungen an Grösse zu. Drehend wirkt überdies, wenn auch als entbehrlicher Factor, das Eigengewicht der Spitze. Es ist demnach sicher, dass weder die Drehung, noch die Krümmung gleich Null werden kann; aber beide sind innerhalb gewisser Grenzen variabel.

Es leuchtet überdies ein, dass die relative Dauer des Contactes, welche ihrerseits vom Durchmesser der Stütze abhängig ist, die Grösse der antidromen Torsion mit beeinflusst. Die letztere erreicht bei gegebener Neigung der Windungen ihr Maximum, wenn die Stütze die grösstmögliche Dicke besitzt, indem alsdann der Contact zwischen ihr und der Endknospe niemals aufgehoben wird. Dies scheint auch dann noch der Fall zu sein, wenn der Durchmesser der Stütze und die Neigung der Windungen, wie es in Wirklichkeit geschieht, entgegengesetzt variiren. So beobachtete ich z. B. an einer *Calystegia*, welche sich gleichsam kriechend um eine Stütze von 2,5 cm gewunden hatte, Drehungen von 700—800° pro Windung.

Die directeste Art, solche Drehungen zu constatiren und annähernd richtig zu bestimmen, besteht darin, den windenden Stengel im obersten Contactpunkt oder in dessen Nähe mit einer feinen Stecknadel oder sonstwie zu befestigen[1]) und dann die Drehbewegung einer mit Tusche bezeichneten Stelle, welche sich oberhalb jenes Punktes befindet, zu beobachten. Beträgt z. B.

[1]) Um die zuweilen schädlichen Wirkungen der Verwundung zu vermeiden, habe ich später mit Vortheil, zumal bei Schlingpflanzen mit dünnen Internodien, Streifen von Heftpflaster angewendet.

der Abstand der zu beobachtenden Stelle vom Befestigungspunkt $\frac{1}{4}$ des Stützenumfangs und rückt das mit Tusche gemachte Zeichen allmählich von der Unterseite des Stengels nach der Aussen- und dann nach der Oberseite, so ist die Torsion pro Windung auf $4 \times 180 = 720^0$ zu veranschlagen.

§ 8.

Ist vielleicht doch ein Reiz vorhanden?

Nach dem Vorhergehenden ist klar, dass die beim Winden der Schlingpflanzen vorkommenden Krümmungen durch wesentlich andere Kräfte zu Stande kommen, als die analogen Krümmungen der Ranken, bei welchen bekanntlich der Reiz die biegenden Componenten liefert. Schon die stets vorhandenen antidromen Drehungen, durch welche jene sich auszeichnen, weisen auf einen principiell verschiedenen Mechanismus hin.

Man kann indess immer noch den Einwand erheben, dass die Arbeitsleistung dieses eigenthümlichen Mechanismus, deren genaue Berechnung ja anerkanntermaassen unmöglich sei, vielleicht nicht ganz hinreiche, um den vollen Betrag der vorhandenen Krümmungen zu decken. Und wenn dies der Fall, so liege die Vermuthung nahe, dass der übrig bleibende Rest am Ende doch auf Rechnung einer stumpfen Reizbarkeit im Sinne Mohl's zu setzen sei.

Um diesen Einwand zu entkräften, ist zunächst daran zu erinnern, dass die schon Eingangs erwähnten Versuche von Charles Darwin und H. de Vries auch nicht die Spur einer Reizbarkeit ergeben haben. Meine eigenen, in gleicher Weise angestellten Experimente lieferten dasselbe Resultat. Und doch scheint mir namentlich die Anwendung der Drehwaage, welche einen continuirlichen Druck auf die convexe Rückenseite des nutirenden Gipfels herzustellen gestattet, ein sicheres Mittel zu sein, um eine etwaige Reizbarkeit zu constatiren; ich lasse deshalb eine kurze Beschreibung dieses Versuches folgen.

An einer dünnen, ca. meterlangen Schnur *pd* (Fig. 7) hängt der horizontale Waagebalken *bc*, an welchem in *b* die Stütze *ab* lothrecht befestigt ist; nöthigenfalls kann dieselbe in *c* durch ein entsprechendes Gewicht contrebalancirt werden. Wird jetzt durch

Drehung der Schnur eine ansehnliche Torsionsspannung erzeugt, so übt die Stütze *ab* offenbar einen entsprechenden Druck auf jeden Gegenstand aus, welcher einer Rückwärtsdrehung im Wege steht, somit auch auf den nutirenden Gipfel $\alpha\beta$, dessen Bewegungen sie folgt, ohne an Druckkraft merklich zu verlieren. Man kann sich nun leicht überzeugen, dass dieser continuirliche und mit Druck verbundene Contact nicht die geringste Krümmung nach der Stütze hin zur Folge hat.

Ebenso beobachtete ich an einem Sprossgipfel, welcher in der Region des obersten Contactpunktes zwischen zwei Papiercylinder eingeklemmt und also von beiden Seiten gleich stark gedrückt war, nicht die geringste Tendenz, sich nach demjenigen Cylinder hinzuwenden, mit welchem die convexe Seite in Berührung war. Die Pflanze wand ungestört um den anderen Cylinder, den sie durch Herstellung des Doppelcontactes ergreifen konnte.

Aber auch abgesehen von diesen Versuchen, welche behufs einer directen Beantwortung der gestellten Frage ausgeführt wurden, spricht schon die Art und Weise, wie die bleibenden Krümmungen zu Stande kommen, gegen die Annahme einer wenn auch noch so geringen Reizbarkeit. Während nämlich bei den Ranken, wo der Reiz unzweifelhaft die Entstehung der Windungen bedingt, die Contactzone sich ganz allmählich und ohne Unterbrechungen verlängert, etwa wie beim Aufrollen eines Seiles um eine Walze, beobachten wir im Verlaufe der obersten noch nicht fixirten Windung schlingender Stengel an zwei oder mehreren Stellen eine periodische Herstellung und Wiederaufhebung des Contactes, bedingt durch die gleichzeitige Wirkung der Nutation und des Geotropismus. Hätte nun der Reiz an diesen Contactstellen irgend welchen Einfluss auf die Krümmungen, so müsste derselbe sich jedesmal nach Aufhebung des Contactes durch eine schwache Nachwirkung, wie wir sie bei den Ranken wahrnehmen, bemerklich machen, — was nicht der Fall ist.

Solche Nachwirkungen kommen bekanntlich auch bei geotropischen und heliotropischen Krümmungen, desgleichen bei den paratonischen Bewegungen der Blätter vor, während wir sie den rein mechanischen Componenten, welche aus der Contactwirkung entspringen, selbstverständlich nicht zuschreiben dürfen; denn diese letzteren verhalten sich wie die Kräfte, die irgend eine Feder

spannen. Geotropische Nachwirkungen lassen sich nun gerade bei den Schlingpflanzen leicht constatiren. Die ursprüngliche Aufwärtskrümmung erfolgt nämlich, wie leicht einzusehen, in lothrechter Ebene; aber man kann stets die Wahrnehmung machen, dass die Wirkung noch fortdauert, nachdem diese Ebene sich in Folge der Torsion etwas schief gestellt hat. In gleicher Weise müsste auch die Krümmung durch Reiz, sofern eine solche stattfindet, jedesmal nach derjenigen Seite hin fortdauern, welche während des Contactes nach innen gerichtet war; aber eben diese Inductionskrümmung kommt nicht zum Vorschein. Wir gelangen also auch auf diesem Wege zu dem Resultat, dass eine Reizwirkung nicht vorhanden ist.

Überdies spricht auch das Verhalten der Pflanze bei langsamem Rotiren um eine horizontale Axe (vgl. § 4 und Fig. 6) gegen die Möglichkeit einer Reizwirkung. Denn wäre eine solche vorhanden, so müsste der Contactpunkt *a* auch ohne Mitwirkung des Geotropismus etwas vorrücken, da ja der Reiz durch die Rotation nicht beseitigt wird. Das ist nun aber entschieden nicht der Fall. Vielmehr rollt sich die letzte halbe oder ganze Windung, soweit nämlich die Krümmung noch keine bleibende gegeworden, wieder ab und die etwa noch übrig bleibende schwache Biegung wird durch die allmählich stärker hervortretende homodrome Drehung bald vollständig verwischt. Der Contactpunkt wird also bald nach Beginn des Experiments nach rückwärts verschoben und ein nachträgliches Vorrücken desselben findet nicht statt.

§ 9.

Über einige Fragen untergeordneter Art.

In den citirten Abhandlungen über das Winden findet man ausser den bereits behandelten noch einige Erscheinungen hervorgehoben, die nach dem Gesagten theils selbstverständlich, theils zufällig oder von untergeordneter Bedeutung sind. Die wichtigeren derselben sollen im Folgenden kurz besprochen werden.

Schon Mohl und Palm haben festgestellt, dass die Pflanzen um horizontale Stützen nicht winden können. Diese Thatsache erklärt sich von selbst, sobald man weiss, dass der Geotropismus

Bedingung des Windens ist. Denn es ist einleuchtend, dass die geotropischen Krümmungen des nutirenden Gipfels mit Bezug auf die horizontale Stütze convex oder concav sind, je nachdem derselbe oben oder unten zu liegen kommt. Die beiderlei Krümmungen sind nun aber offenbar äquivalent, sofern die Rotation eine gleichmässige ist, heben sich also gegenseitig auf; der Geotropismus ist eliminirt.

Ferner ist constatirt, dass die Schlingpflanzen an lothrechten oder geneigten Stützen niemals in der Richtung von oben nach unten winden. Auch dieses Verhalten erklärt sich aus der Mitwirkung des Geotropismus, welcher das nutirende Ende immer wieder nach oben krümmt, wenn etwa das Eigengewicht eine Senkung herbeigeführt hatte. Gäbe es Pflanzen, deren nutirende Stengel nach Art der Wurzeln positiv geotropisch wären, oder gäbe es Wurzeln (z. B. Luftwurzeln) mit entsprechenden Nutationskrümmungen, so müssten dieselben umgekehrt in der Richtung von oben nach unten, nicht aber in der entgegengesetzten winden können[1]).

Lässt man eine Schlingpflanze um eine zweischneidige Stütze, beispielsweise um einen Papierstreifen winden, so hängt es von der Breite dieses Streifens ab, ob ein regelmässiges Winden möglich ist oder nicht. Beträgt diese Breite 30—35 mm, so braucht z. B. eine *Calystegia* längere Zeit, bis sie von einer Kante zur anderen hinübergewachsen und diese letztere zu ergreifen im Stande ist. Während dieser Zeit nutirt die Spitze begreiflicher Weise ziemlich frei, da die breite Seite der Stütze keine fassbaren Punkte darbietet; es treten daher die bekannten gleichsinnigen Torsionen ein, wie sie beim Nichtwinden immer stattfinden, und erst wenn die Kante ergriffen ist, sind vorübergehend die normalen Bedingungen des Windens wieder hergestellt. In solchen Fällen ist natürlich die schliessliche Torsion im Mittel eine ganz andere, als bei regelmässigem Verlauf des Wachsthumsprocesses.

Ähnliche Unregelmässigkeiten stellen sich natürlich auch dann ein, wenn die Pflanze um mehrkantige Stützen von ansehnlicher

[1]) Nach Beobachtungen von Fritz Müller, mitgetheilt von Ch. Darwin (a. a. O., S. 144), besitzen die Luftwurzeln eines brasilianischen *Philodendron* in der That das Vermögen, um die Stämme gigantischer Bäume zu winden.

Dicke oder um mehrere benachbarte Stützen windet, wie es z. B. bei den Mohl'schen Versuchen (a. a. O., § 81) der Fall war.

Ob ein windender Stengel, der eben eine Stütze gefunden und dieselbe im Punkte *a* (Fig. 4) berührt, auch rückwärts von diesem Punkte sich concav gegen die Stütze krümmt, was schon Mohl (a. a. O., S. 148) nicht selten beobachtet hat, hängt nach der im Vorhergehenden entwickelten Theorie von den Umständen ab. Unter den in unserer Figur dargestellten Verhältnissen würde z. B. der Bogen *a b* das Bestreben zeigen, sich geotropisch aufwärts zu krümmen. Dieses Bestreben kann jedoch, da *a* ein Contactpunkt ist, nur dadurch zur Geltung kommen, dass *b* sich senkt und in die Lage b_1 übergeht. In diesem Falle findet also allerdings ein Anlegen des rückwärts vom Punkte *a* befindlichen Stengeltheils an die Stütze statt; aber selbstverständlich liegt hierin kein Beweis zu Gunsten der Reizbarkeit.

Dass Schlingpflanzen in ihren wachsthumsfähigen Theilen einem mechanischen Zuge leicht nachgeben, lässt sich ohne Weiteres erwarten. Ebenso ist es eine allgemein gültige Regel, dass gewaltsame Krümmungen, welche durch solche Kräfte hervorgerufen sind, im Verlaufe des Wachsthums allmählich in bleibende übergehen. Dessenungeachtet mag als specieller Beleg hierfür noch erwähnt werden, dass es möglich ist, eine linkswindende Pflanze zu rechtsläufigen Windungen zu veranlassen, wenn die Endknospe mit einer über die Stütze geschobenen feinen Drahtspirale verbunden wird, welche in Folge schwacher Torsion einen dauernden, nach rechts gerichteten Zug ausübt. Auf diese Weise behandelt, machte z. B. eine *Calystegia* 2—3 rechtsläufige Windungen, wobei die federnde Spirale nur mit einer Kraft von ca. 5—10 g wirksam war (d. h. die Federkraft konnte mit 5—10 g äquilibrirt werden). Das rechtsläufig gewundene Stück war in seinem unteren Theil links gedreht, d. h. so, wie sonst an nichtwindenden Sprossen, oben dagegen rechts. Diese letztere Drehung ist offenbar nur die mechanische Folge der activen Linksdrehung im unteren Theil, da das obere Ende — ähnlich wie bei den Ranken — nicht frei nutiren konnte.

Endlich sei hier noch einer angeblichen Beobachtung von Dutrochet gedacht, wonach die Blattspirale schlingender Gewächse mit der Windungsrichtung übereinstimmen soll. Linkswindende Pflanzen würden sich also durch eine linksläufige

Grundspirale auszeichnen, und umgekehrt. Diese in der einschlägigen Litteratur wiederholt betonte Übereinstimmung besteht jedoch in Wirklichkeit durchaus nicht; die Blattspirale ist von der Windungsrichtung unabhängig.

§ 10.

Wechselbeziehung zwischen Nutation und gleichsinniger Drehung.

Dass die kreisende Nutationsbewegung eine gleichsinnige Richtung der Windungen bedingen muss, ist nach dem Vorhergehenden klar. Da nun auch die Torsionen, welche während der Zeit des Nichtwindens eintreten, die nämliche Richtung einhalten, so drängt sich die Frage auf, ob vielleicht zwischen Nutation und homodromer Torsion ein Causalnexus bestehe, in dem Sinne etwa, dass die Torsion als die unvermeidliche Folge der Nutationsbefähigung zu betrachten wäre.

Nun ist allerdings keine Aussicht vorhanden, diese Frage definitiv beantworten zu können, da ja die Nutation selbst ein sehr wenig aufgeklärter Vorgang ist; aber es mag doch gestattet sein, auf eine nahe liegende Möglichkeit hinzuweisen. Wir wissen, dass die convexe Seite nutirender Stengel die grösste Wachsthumsintensität besitzt, und dürfen mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit annehmen, dass diesem maximalen Wachsthum eine maximale Turgescenz entspreche. Da nun die Curve, welche der nutirende Theil einer Schlingpflanze bildet, höchstens vorübergehend ein einfacher Bogen, in der Regel aber eine Schraubenlinie ist, welche mit Bezug auf rechts und links mit der Windungsrichtung übereinstimmt, so ist damit auch ein schraubenliniger Gewebestreifen mit maximalem Turgor gegeben. Ein solcher Gewebestreifen muss folgerichtig auch das grösste Verlängerungsbestreben zeigen und da dieses Streben in eine longitudinale und eine transversale Componente zerlegbar ist, so ist eine wirkliche Verlängerung nur möglich, indem der Streifen sich zugleich stärker gegen die Horizontale neigt. Daraus folgt aber die Nothwendigkeit einer homodromen Torsion.

Man kann diese drehende Wirkung des Turgors veranschaulichen, wenn man mehrere schraubenlinig gewundene Kautschuk-

röhren zu einem seilartigen System verbindet und dann eine derselben oder auch zwei neben einander liegende durch Hineinpressen von Luft oder Wasser unter höhern Druck versetzt als die übrigen. Dieser Überdruck verursacht alsdann in den betreffenden Röhren ebenfalls ein Streben nach Verlängerung, von welchem auch hier ein Theil durch gesteigerte Torsion des ganzen Systems zum Ausdruck gelangt.

Während des Windens kann natürlich dieses Streben nach homodromer Torsion nicht zur Geltung kommen, weil der Widerstand der Stütze, wenigstens für die Dauer des Contactes, ein absolutes Hinderniss ist und ein etwaiger Rest durch die vom Winden untrennbare antidrome Torsion verdeckt wird.

In wie weit Blattkletterer und Rankenträger, welche nach Darwin (a. a. O., S. 6) ebenfalls deutlich nutiren, aber dessenungeachtet keine Torsionen zeigen, von den eigentlichen Schlingpflanzen sich unterscheiden, ist mir nicht bekannt. Von dem angedeuteten mechanischen Gesichtspunkte aus muss natürlich auf die Möglichkeit hingewiesen werden, dass die nicht tordirten Internodien bezüglich der Art der Nutationsbewegung von den tordirten abweichen. Ob dies in Wirklichkeit zutrifft, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI.

Fig. 1—3. Horizontalprojection des Sprossgipfels einer linkswindenden Pflanze nebst Stütze. Der oberste Contactpunkt der Windungen bei frei nutirender Spitze ist mit *a* bezeichnet, die Endknospe, welche hier ebenfalls mit der Stütze in Berührung getreten ist, mit *b*. Der punktirte Umriss in Fig. 1 und 2 bezeichnet die Lage, welche der greifende Bogen nach eingetretener Spannung einnehmen würde, wenn die Stütze in *b* keinen Widerstand leistete.

Fig. 4. Horizontalprojection einer Schlingpflanze, welche die Stütze im Punkt *a* berührt. Der punktirte Umriss bezeichnet die Lage, welche durch geotropische Krümmung herbeigeführt werden kann.

Fig. 5. Dreiseitiges Prisma, durch welches die Ebene *qpr* senkrecht zur hintern Prismafläche gelegt wurde. Die Neigung ist so gewählt, dass die Schnittlinien *qp* und *pr* Winkel von 45^0 mit der Horizontalen bilden. Die Figur bietet die geometrischen Anhaltspunkte zur Berechnung der scheinbaren Torsion.

Fig. 6. Sprossgipfel einer *Calystegia*, welche einige Zeit bei horizontaler Lage der Stütze langsam rotirt hatte. Die Stütze war zugleich Rotationsaxe. a oberster Contactpunkt der fertigen Windungen.

Fig. 7. Veranschaulichung des Versuches mit der Drehwaage. Der Querbalken der Waage ist mit $b\,c$, der Aufhängefaden mit $p\,d$, die Stütze mit $b\,a$, der Sprossgipfel der Schlingpflanze mit $\alpha\,\beta$ bezeichnet.

Fig. 8. Sphärisches Dreieck zur Berechnung der scheinbaren Torsion.

Fig. 9. Veranschaulichung des Versuches mit dem frei herabhängenden Papiercylinder *P*. Derselbe hängt an dem Faden $h\,g$ und ist seitlich mit einem feinen Draht oder Faden $t\,s$ versehen, welcher die Entfernung des Cylinders von dem greifenden Bogen verhindert.

Fig. 10. Veranschaulichung der Wirkungen des Geotropismus. *A* schematisirte Seitenansicht eines Sprossgipfels $a\,b$ nebst Stütze; *B* Horizontalprojection des nämlichen Gipfels. In Folge der geotropischen Aufwärtskrümmung nimmt der Gipfel die Lage $a\,b_1$ an, d. h. die Endknospe wird gegen die Stütze gedrückt.

Fig. 11. Veranschaulichung des Versuches mit der feinen Rolle, mittelst welcher das Eigengewicht des Gipfels in zweckmässiger Weise contrebalancirt werden konnte.

Fig. 12. Horizontalprojection der frei vorstehenden Spitze nebst Stütze; p Schwerpunkt derselben. Das in p concentrirt gedachte Eigengewicht, multiplicirt mit der Hebellänge $p\,r$, giebt das Drehungsmoment.

Fig. 13. Ein cylindrischer Stab, aus kurzen Gliedern bestehend, welche durch Charniergelenke verbunden sind. Die letzteren stehen in einer Schraubenlinie, wodurch das Herumführen des Stabes um eine Stütze möglich wird. $a\,b$ eine schwarze Linie.

Fig. 14. Derselbe Stab im gewundenen Zustande, wobei eine Glasröhre als Stütze dient. Der Stab erscheint jetzt tordirt, indem die schwarze Linie bei a auf der Aussenseite, bei b dagegen auf der Oberseite der Windung liegt.

Fig. 15. Ein Papierstreifen, welcher um eine mehrkantige Stütze gewunden wurde, so zwar, dass die Biegung des Streifens in den Kanten um eine hierzu parallele Axe stattfand.

XVII.

Zur Kenntniss der Schraubenwindungen schlingender Sprosse.

Erwiderung.

Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII (1882), S. 372—376.

Im letzten Heft der Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg (Bd. II, S. 719) findet sich eine Notiz über Schlingpflanzen von Sachs, welche im Wesentlichen die Thatsache constatiren soll, „dass ganz normal wachsende Sprosse von Schlingpflanzen befähigt sind, Schraubenwindungen auch ohne Berührung einer Stütze zu machen", während ich in einer früheren Veröffentlichung über das Winden (Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1881, S. 1081; diese Sammlung, S. 405) die Ansicht vertreten habe, „dass die ohne Stütze entstandenen bleibenden Windungen als Ausnahmen zu betrachten sind, welche mit dem normalen Winden um eine Stütze in keinem Zusammenhang stehen".

Um nun den wirklichen Gegensatz, der zwischen unseren Auffassungen zu bestehen scheint, von dem offenbar bloss durch Missverständnisse herbeigeführten zu trennen, glaube ich mich über das Zustandekommen der verschiedenartigen Schraubenwindungen, welche bei Schlingpflanzen theils regelmässig, theils gelegentlich vorkommen, hier nochmals und mit besonderer Betonung der wichtigeren Punkte aussprechen zu sollen.

Nach meinen bisherigen Wahrnehmungen bilden sich an schlingenden Sprossen Schraubenwindungen in dreifach verschiedener Weise, nämlich 1. durch die mit der kreisenden Nutation zusammenhängenden Krümmungen, 2. durch Torsions- oder Longitudinalspannungen ähnlicher Art, wie sie beispielsweise beim Einrollen der Ranken zwischen den beiden Fixpunkten

wirksam sind, und 3. durch den besonderen Mechanismus, den ich in meiner oben citirten Mittheilung als charakteristisch für das normale Winden um eine Stütze bezeichnet habe.

Von den Schraubenwindungen, welche durch Nutation entstehen, wissen wir nun zum Voraus, dass sie keine bleibenden sein können; dies lässt sich schon aus der Eigenart und dem Verlauf der Nutationsbewegung, sofern man dieselbe von allem Zufälligen entkleidet, mit Sicherheit entnehmen. Denn die Fähigkeit, sich in regelmässiger Folge nach verschiedenen Seiten hin zu krümmen und so die Endknospe im Kreise herumzuführen, äussert sich bekanntlich in den jungen Internodien zuerst nur schwach, tritt dann allmählich stärker hervor und nimmt später ebenso langsam wieder ab, um endlich ganz zu erlöschen. Ein beliebiges Stück eines Internodiums bildet daher nach dem Aufhören der Nutation, wenn keine anderen Kräfte krümmend eingewirkt haben, wieder eine ebenso gerade Linie, wie vor dem Beginn derselben.

Neben der periodischen Wiederkehr gleicher Zustände scheint mir hiernach gerade dies das wesentlichste Merkmal der revolutiven Nutation zu sein, dass sie keine bleibenden Wirkungen hinterlässt, so lange sie nicht mit Hindernissen zu kämpfen hat. Übrigens ist mir nicht bekannt, dass Sachs diese kreisende Bewegung jemals anders aufgefasst hätte[1]).

Da ferner die Dauer eines Nutationsumlaufes mit dem Abstand von der Spitze sich etwas verändert, so bleiben die durch Nutationskrümmung zu Stande gekommenen Schraubenwindungen gewöhnlich nicht lange erhalten; sie verändern fortwährend ihre Gestalt, indem sie bald in S förmige ebene Curven, bald in einfache Bogenlinien etc. übergehen, um vielleicht später wieder

[1]) Man vgl. dessen Lehrb. d. Bot., 4. Aufl., S. 827. — Für manche anderen Erscheinungen, welche gewöhnlich mit der hier geschilderten in Parallele gestellt und wohl auch als undulirende, unterbrochene, receptive etc. Nutation bezeichnet werden (s. Wiesner, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, S. 19), erscheint mir allerdings die Benennung „Nutation“ nicht glücklich gewählt, da diese Erscheinungen von der revolutiven Nutation doch allzusehr abweichen. Vorgänge, die an sich nichts Periodisches haben, pflege ich deshalb in meinen Vorlesungen nicht als Nutationen zu bezeichnen. — Dass in meiner Mittheilung über das Winden stets nur von der revolutiven Nutation die Rede ist, geht wohl aus dem Zusammenhang zur Genüge hervor.

eine spiralige Form anzunehmen. Diese Beweglichkeit allein genügt vollständig, um die in Rede stehende Erscheinung von Krümmungen anderer Art zu unterscheiden.

Was sodann die unter 2. angeführten Krümmungen und Windungen betrifft, welche von innern, nicht periodischen Torsions- und Longitudinalspannungen herrühren, so sind dieselben dadurch ausgezeichnet, dass es bleibende Krümmungen sind. Ob sie bloss als locale Verbiegungen auftreten oder aber regelmässige Schraubenwindungen bilden, ist für die Mechanik des Zustandekommens ohne Belang; es hängt dies einzig und allein von der Vertheilung der Spannungen in der Längs- und Querrichtung ab. Die bleibenden Schraubenwindungen, welche hin und wieder an frei nutirenden Sprossen schlingender Pflanzen auftreten, gehören demnach mit den freien Spiralwindungen der Ranken, der weiblichen Blüthenstiele von *Vallisneria spiralis*, der Fruchtschnäbel von *Erodium* etc. in dieselbe Kategorie; sie haben auch das mit ihnen gemein, dass sie entweder keine oder aber mit der Windungsrichtung gleichsinnige Torsionen zeigen[1]).

Von den sub 3. genannten Windungen, welche nur unter Mitwirkung einer Stütze entstehen, unterscheiden sich diese rankenartigen oder Dauerspiralen nach meiner Auffassung in wesentlichen Punkten. Die krümmenden und drehenden Kräfte resultiren hier aus einer bleibenden Spannung bestimmter Gewebe und sind daher von Nutation und Geotropismus unabhängig, während beim Winden um eine Stütze gerade diese beiden Factoren die einzig wirksamen sind. Und da die Art und Weise, wie sie wirken, neben krümmenden auch antidrom drehende Componenten ergiebt, d. h. solche, welche die noch jungen Internodien in einer zu den Windungen gegenläufigen

[1]) Um diesen Zusammenhang zwischen Windungs- und Torsionsrichtung für einen der einfachsten hierher gehörigen Fälle, nämlich für dorsiventral gebaute Organe mit Longitudinal- und Torsionsspannung zu veranschaulichen, denke man sich ein solches Organ zunächst halbkreisförmig gekrümmt und bilde diese Krümmung mittelst eines biegsamen Objects, etwa einer Bleiröhre, nach. Dreht man alsdann nachträglich die Röhre, um auch den gegebenen tordirenden Kräften Genüge zu leisten, etwas nach rechts oder links, so geht der Bogen in eine gleichsinnig verlaufende Schraubenlinie über, wobei die ursprünglich convexe Seite zur Aussenseite wird.

Richtung tordiren, so lassen sich die eine Stütze umschlingenden Windungen auch im fertigen Zustande als eigenartige erkennen, allerdings unter der Voraussetzung, dass das Winden ohne Störungen verlief.

In dieser Gruppirung der Windungen nach der Natur der Kräfte, welche sie herbeiführen, sind die durch zufällige äussere Widerstände bewirkten Krümmungen oder Drehungen nicht inbegriffen. Ebensowenig glaubte ich die aus der Combination zweier Kategorien entstehenden complicirten Fälle besonders hervorheben zu sollen. Es ist ja ohne Weiteres klar, dass eine gegebene Krümmung beispielsweise zum Theil Nutationskrümmung und andern Theils bleibende Krümmung sein kann.

Ob nun die von Sachs angeführten Beispiele von Schraubenwindungen, die er an frei schwebenden Sprossen von Menispermum canadense, Akebia quinata etc. beobachtete, als blosse Nutationserscheinungen zu betrachten sind oder ob vielleicht dauernde innere Spannungen zu ihrer Bildung beigetragen haben, muss ich natürlich dahingestellt lassen, da solche Fragen nur durch genaue Beobachtung der Objecte entschieden werden können. Indessen kommt diese Alternative hier eigentlich gar nicht in Betracht; denn so viel geht auch aus den Angaben von Sachs hervor, dass bleibende Windungen freier Sprosse nicht als Regel angesehen werden dürfen. Und selbst wenn es Pflanzen gäbe, deren frei nutirende Gipfel constant 2—4 solcher Windungen zeigten, würde ich doch die Ansicht festhalten, dass dies Windungen ganz anderer Art sind als diejenigen, welche die nämlichen Pflanzen beim Winden um eine Stütze bilden.

Obschon hiernach die frei schwebenden Sprosse mit ihren Krümmungen und Windungen immerhin als belehrende Demonstrationsobjecte gelten mögen, so erscheinen sie doch auf keinen Fall geeignet, den Mechanismus des Windens zu veranschaulichen. Es ist weiter Nichts daran zu sehen, als die Curven, die sie beschreiben, und etwa noch die homodromen, oft sehr starken Torsionen der Internodien; antidrome Drehungen wird man an solchen Sprossen niemals beobachten.

Dasselbe gilt voraussichtlich auch von den abgeschnittenen Sprossen, welche nach Sachs beim Stehenlassen in einem verschlossenen, mit etwas Wasser versehenen Glascylinder nach wenigen Tagen „an ihrem oberen Theil 2—4 prächtige, regel-

mässige Schraubenwindungen bilden, die genau so aussehen, als ob sich der Spross um eine Stütze regelmässig gewunden hätte". Ich nehme daher einstweilen an, dass die hier betonte Übereinstimmung sich nur auf diejenigen Eigenschaften beziehe, die allen Schraubenwindungen ohne Ausnahme zukommen.

Unter diesen Umständen kann sich meines Erachtens eine etwaige Divergenz der Auffassungen nicht wohl auf das Vorkommen freier Spiralwindungen beziehen, sondern nur auf die Bedeutung derselben. Das Urtheil hierüber hängt aber nothwendig von der Vorstellung ab, die man sich von der Mechanik des Windens gemacht hat. Darum wird sich denn auch eine kritische Prüfung meiner Untersuchungen hauptsächlich auf die eine Frage concentriren müssen, ob die von mir gegebene Darstellung, das Zustandekommen der eine Stütze umschlingenden Windungen betreffend, richtig ist oder nicht.

XVIII.

Zur Wortmann'schen Theorie des Windens.

Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1886, S. 663—672.

In Nr. 16—21 der Botanischen Zeitung, Jahrgang 1886, stellt Julius Wortmann eine neue „Theorie des Windens" auf, in welcher derselbe wesentliche Punkte meiner früheren Darstellung dieses Vorganges[1]) bekämpft. Dies veranlasst mich zu nachstehender Erwiderung.

Zunächst muss ich entgegen der Annahme Wortmann's ausdrücklich bemerken, dass die Greifbewegung nach meiner Auffassung keineswegs auf den Bogen, dessen oberes Ende die Terminalknospe bildet, beschränkt zu sein braucht. Zur Herbeiführung derselben ist ja bloss nöthig, dass ein beliebiges Stück des Stengels, welches ungefähr die halbe Stütze zu umfassen vermag, nach Herstellung des Contactes an den beiden Enden sich noch weiter zu krümmen strebt, so dass die Contactpunkte mit einer gewissen Kraft an die Stütze angedrückt werden. Ist alsdann der untere dieser beiden Punkte zugleich der obere Grenzpunkt eines unbeweglichen Stengelstückes, etwa einer fest anliegenden Windung, so entstehen in seiner Nähe die bleibenden Krümmungen nach der Stütze hin; das andere Ende ist dabei insoweit beweglich zu denken, dass es den Nutationskrümmungen folgen und demnach von der Stütze abgehoben und wieder angedrückt werden kann. Umgekehrt kann natürlich auch das obere Ende des greifenden Bogens fest und das untere beweglich gedacht werden. Ebenso können zwei oder mehrere solcher Bogen, statt eines einzigen, zu gleicher Zeit wirksam sein, ohne dass dadurch das mechanische Problem

[1]) Über das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1881; diese Sammlung, S. 401.

ein wesentlich anderes würde. Dieses Problem ist überhaupt ganz allgemeiner Natur und kann eben so gut auf Metalldrähte wie auf Schlingpflanzen bezogen werden.

Bei meinen Untersuchungen handelte es sich nun aber fast ausschliesslich um Beobachtungen an *Calystegia dahurica.* Ich hatte diese Pflanze nach mancherlei Vorversuchen als die für meine Zwecke günstigste kennen gelernt und mich ferner überzeugt, dass hier Stützen von etwa 0,7—1 cm Dicke den Vorgang des Windens am besten zu studiren gestatten. Dementsprechend sind die Bewegungen des nutirenden Sprossstückes, mit Einschluss der Contacterscheinungen, in meiner Mittheilung auch so geschildert, wie man sie unter den angedeuteten Verhältnissen bei *Calystegia* am häufigsten beobachtet. Es schien mir nicht rathsam, den Gang der Darstellung immer wieder durch Hinweise auf nebensächliche Abweichungen beim Winden um dünnnere oder dickere Stützen oder auch bei anderen Pflanzen zu unterbrechen. Das würde für manche Schlinggewächse, wie z. B. für solche mit hängender Endknospe (*Dioscorea* u. dgl.), sehr umständliche Abschweifungen veranlasst haben, die ich vermeiden wollte.

Ich kann also nur erklären, dass Ambronn[1]), mit dem ich die hier in Frage kommenden Erscheinungen oft genug besprochen habe, meine Auffassung der Greifbewegung richtig wiedergegeben hat. Eine philologische Exegese, wie sie Wortmann[2]) unternommen, habe ich nicht vorausgesehen.

Halten wir an dieser Auffassung der Greifbewegung fest, so lässt sie sich bei jeder Schlingpflanze innerhalb der nutirenden Strecke leicht constatiren. Ebenso sind die nach meiner Darstellung mit dem Greifen verbundenen Spannungen thatsächlich vorhanden und die Wirkungen sowohl der drehenden wie der krümmenden Componente dieser Spannungen augenfällig. Aber natürlich müssen alle störenden Einflüsse möglichst vermieden werden, wenn diese Wirkungen unverfälscht zur Erscheinung gelangen sollen. Hierüber noch mehr zu sagen, als bereits geschehen, halte ich namentlich im Hinblick auf die einschlägigen

[1]) Zur Mechanik des Windens. Ber. d. math.-phys. Classe d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., 1884.

[2]) A. a. O., S. 4 u. 5 des Separatabdruckes, auf den sich auch die folgenden Citate beziehen.

und durchaus sachverständigen Erörterungen Ambronn's für überflüssig.

Die Kritik Wortmann's richtet sich denn auch weniger gegen das Vorhandensein der Greifbewegung und ihrer Wirkungen, als gegen die Nothwendigkeit derselben für das Zustandekommen bleibender Windungen. Nach Wortmann sind nämlich diese Bewegungen für die Mechanik des Windens gänzlich irrelevant; er verlangt daher von uns den Nachweis, dass „in dem Falle, in welchem allein durch Geotropismus und Nutation eine lockere Windung gebildet worden ist, ein definitives Anlegen dieser Windungen an die Stütze nicht stattfinden kann, trotzdem jene beiden Factoren noch weiter wirksam sind" (S. 5). Nun, eine selbstverständliche Sache lässt sich am Ende auch noch beweisen. Bevor ich jedoch auf diese Beweisführung mich einlasse, mag es gestattet sein, nach den Thatsachen zu fragen, aus welchen Wortmann die Überflüssigkeit der Greifbewegungen folgert. Wir begegnen da zunächst der soeben erwähnten „lockeren Windung" des Sprossgipfels, welche allerdings bei Anwendung fadenförmiger Stützen ohne alle Contactwirkung zu Stande kommen kann. Allein diese lockere Windung setzt sich nur zum Theil aus bleibenden geotropischen Krümmungen zusammen; ein anderer Theil besteht aus vergänglichen Nutationskrümmungen und müsste daher verschwinden, sobald die Nutationsbewegungen aufhören. Wie gross alsdann der bleibende Theil noch sein würde und welche Curve derselbe beschreibt, ist nicht genau zu ermitteln; nicht einmal die Curvenaxe ist ihrer Richtung nach bekannt[1]). Eine Gewähr dafür, dass die vorhandenen bleibenden Krümmungen für sich allein das spätere Abgleiten oder Abwickeln von der Stütze zu verhindern vermögen, ist also in keiner Weise gegeben. Folglich gehört die fragliche Erscheinung überhaupt nicht zu den Thatsachen, mit denen man rechnen kann. Überdies ist klar, dass wir den Scheitel in Gedanken um diese ganze lockere Windung zurücksetzen, die letztere also einfach beseitigen können, ohne hierdurch das Winden zu beeinträchtigen. Wir hätten alsdann eine Pflanze, deren Endknospe bei den Greifbewegungen

[1]) Bis dahin ist die Frage nach dem Verlauf dieser Raumcurve überhaupt nur von Ambronn wissenschaftlich behandelt worden.

in derselben Weise betheiligt wäre, wie es bei Anwendung dickerer Stützen stets der Fall ist, — und natürlich auch mit demselben Erfolg. Die lockere Windung ist also jedenfalls entbehrlich.

In zweiter Linie mag hier das Verhalten derjenigen Schlingpflanzen erwähnt werden, welche um möglichst dicke Stützen winden, wobei der windende Stengel bekanntlich auf der Oberfläche derselben gleichsam hinkriecht. In diesem Verhalten soll nun nach Kohl und Wortmann ein schlagender Beweis liegen, dass die Greifbewegung zum Winden nicht nothwendig sei; sie könne ja unter solchen Umständen gar nicht zu Stande kommen. Das ist nun aber eine totale Verkennung der Sachlage. Man braucht nur den Effect der Greifbewegungen graphisch darzustellen, indem man die Dauer des Contactes auf der Abscissenaxe und die respectiven Wirkungen als Ordinaten aufträgt, um sofort einzusehen, dass eine nie unterbrochene Berührung der Stütze ein Maximum der Arbeitsleistung ergeben muss. Ist z. B. die Dauer eines Nutationsumlaufes = 2 Stunden, die des Contactes pro Umlauf bei Anwendung einer dünnen Stütze = $\frac{1}{4}$ Stunde, bei einer etwas dickeren Stütze = $\frac{2}{4}$ Stunden, und so fort über $\frac{3}{4}$, $\frac{4}{4}$, $\frac{5}{4}$ — $\frac{8}{4}$ Stunden, so wird der maximalen Abscissenlänge voraussichtlich die grösste, jedenfalls eine relativ grosse Ordinate entsprechen. Und das ist es eben, was ich als Contactwirkung, d. h. als eine mit dem Ergreifen und Festhalten der Stütze verbundene Wirkung bezeichnet habe. Man kann nun freilich vom sprachlichen Standpunkte aus einwenden, dass in diesem Falle das Wort „Ergreifen" nicht mehr zutreffe, es sei ja nur ein Festhalten. Ich folge indessen bloss dem in der Mechanik üblichen Sprachgebrauch, wenn ich für solche Grenzfälle keine besondere Bezeichnung wähle.

Als eine dritte Thatsache, auf welche Wortmann besonderes Gewicht legt, seien hier noch die Resultate seiner „Streckungsversuche" erwähnt. Er sagt von diesen Versuchen, dass sie den Schwerpunkt seiner „Vorstellung von dem Zustandekommen der fixen Windungen sicher stellen, nämlich die ausschliessliche Betheiligung von Nutation und Geotropismus" (S. 12). Über die beobachteten Erscheinungen wird sodann Folgendes berichtet.

„Einer *Calystegia*, welche in vier festen Windungen eine 0,5 cm dicke Stütze umwunden hatte, wurde die Stütze vorsichtig entzogen und sehr schnell ein ausgezogener dünner Glasfaden als neue Stütze in die alten Windungen eingeschoben. Durch auf der Aussenseite des Stengels senkrecht übereinander angebrachte Tuschpunkte waren vorher die Windungen genau markirt worden. Sofort nach Einführung der neuen Stütze zeigt sich nun folgendes; Windung I (die älteste, unterste) ist geblieben; sie liegt der neuen Stütze in keinem Punkte an; eine Streckung ist nicht bemerkbar. Windung II dagegen (die nächstobere) hat sich sofort gestreckt; aber aus ihr sind zwei volle Windungen geworden, von denen die unterste etwa ebenso hoch ist wie die alte unveränderte Windung I und ebenfalls der Stütze an keinem Punkte anliegend. Die aus II gebildete obere, zweite Windung ist steiler, liegt aber der Stütze auch noch nicht an. Aus Windung III sind $1\frac{1}{2}$ Windungen geworden" etc.

Aus diesen Erscheinungen folgert nun Wortmann, „dass die infolge des Anlegens der Internodien an die Stütze entstandenen Spannungen nach Entfernung der Stütze sofort durch entsprechendes Wachsthum sich auszugleichen suchen, dass hierbei aber Geotropismus und Nutation auf jede noch wachsende Querzone einwirken; denn in allen anliegenden wachsthumsfähigen Partien hat eine schraubenlinige Streckung stattgefunden Es hat also hier in ganz kurzer Zeit dieselbe Bewegung stattgefunden, wie sie vom langsam um die Stütze wachsenden Stengel der Schlingpflanze allmählich ausgeführt wird: jeder Querabschnitt des wachsenden Internodiums sucht sich unter Beschreibung einer Schraubenlinie gerade zu strecken".

Prüfen wir nun aber diese Folgerungen etwas näher, so enthält fast jeder Satz eine Unrichtigkeit oder eine willkürliche Deutung. Es ist unrichtig, dass die Spannungen in den Windungen II und III sich nach Entfernung der Stütze durch Wachsthum auszugleichen streben; sie verschwinden einfach in Folge der sofort eintretenden Krümmungsänderung, die ja den spannungslosen Zustand herbeiführen muss. Und sollten etwa noch innere Spannungen übrig bleiben, so halten sich positive und negative nothwendig das Gleichgewicht, ohne die Streckung der Internodien irgendwie zu beeinflussen. Wenn trotzdem Streckung stattfindet, so beweist dies nur die Wachsthumsfähig-

keit der Internodien. Übrigens hat Wortmann gar nicht angegeben, wie sich in dieser Hinsicht die fraglichen Windungen verhielten, ob sie wirklich am Ende des Versuches merklich länger waren als bei Beginn desselben; es ist zwar von „schraubenliniger Streckung“ die Rede, aber da sie „in ganz kurzer Zeit“ sich vollzieht, so sind hierbei die Dimensionsänderungen in Folge der Spannungsausgleichung offenbar mit inbegriffen oder vielleicht allein in's Auge gefasst worden. Sollte beispielsweise die fragliche Zeitdauer nur etwa eine Stunde oder noch weniger betragen, so ist die letztere Annahme die allein mögliche.

Es ist demzufolge nicht wahrscheinlich, dass in so kurzer Zeit „Geotropismus und Nutation auf jede noch wachsende Querzone einwirken“, d. h. in merklichem Grade. Vielmehr haben dieselben die in Rede stehenden Spannungen schon vorher und offenbar ganz allmählich zu einer gewissen Höhe gesteigert, welche die rasche und augenfällige Formveränderung nach Wegnahme der Stütze begreiflich erscheinen lässt. Eine Tendenz zur Geradestreckung ist nicht vorhanden. Die Vergleichung des bezeichneten Vorganges mit dem freien Wachsthum des Sprossgipfels muss hiernach als eine völlig widernatürliche bezeichnet werden. Vergleichbar ist doch nur das intercalare Wachsthum der beiden Stengeltheile; dieses bewirkt natürlich in jeder Schraubenlinie eine Vermehrung der Windungen, aber diese müssen schon ursprünglich bleibend sein, wenn sie fortbestehen sollen, was beim Sprossgipfel bekanntlich nicht zutrifft. Mit der Entstehung bleibender Windungen am Gipfel steht der Wortmann'sche Versuch in keinem Zusammenhang; bei diesem handelt es sich einzig und allein um Ausgleichung von Spannungen, eventuell noch ausserdem um nachträgliches Längenwachsthum unter dem Einfluss des Geotropismus; Nutationskrümmungen kommen dabei gar nicht in Betracht.

Zum Überfluss habe ich solche Streckungsversuche ebenfalls angestellt und dabei ähnliche, wenn auch etwas geringere Formveränderungen beobachtet, wie die von Wortmann beschriebenen. Eine ursprügliche Windung lieferte beim Engerwerden beispielsweise anderthalb neue. Durch Messung des Abstandes zwischen den angebrachten Tuschpunkten vor und nach dem Versuch habe ich mich indessen überzeugt, dass eine Verlängerung der

Internodien bei dieser scheinbaren Streckung nicht stattfindet, wenigstens binnen 1—2 Stunden nicht. Die Formveränderung der Windungen beruht also wirklich nur auf der Ausgleichung von Spannungen. Eine federnde Drahtspirale, die mit einigem Zwang auf eine allmählich dicker werdende Glasröhre geschoben und dann wieder zurückgezogen wird, zeigt ganz dieselben Veränderungen. Hier ist also Wortmann mit seinen Vorstellungen auf schlimme Abwege gerathen.

Damit glaube ich die wichtigsten Thatsachen, welche Wortmann gegen die Nothwendigkeit der Greifbewegung ins Feld führt, in Kürze berücksichtigt zu haben. Man wird es nach dem Gesagten begründet finden, wenn ich die erste derselben, das Vorkommen einer freien Windung, betreffs der bleibenden Krümmungen als mangelhaft bekannt und schon darum als nicht beweiskräftig, die zweite, nämlich das scheinbar kriechende Wachsthum an sehr dicken Stützen, als gänzlich missverstanden und die soeben besprochene dritte als nicht zur Sache gehörig und folglich als bedeutungslos betrachte.

Ich gehe jetzt zu dem Beweis über, dass die Greifbewegung zur Herstellung bleibender Windungen nothwendig ist. Angenommen, die sogenannten freien Windungen, welche durch Nutation und Geotropismus, ohne Zuthun der Stütze, entstehen, bilden auch nach dem Aufhören der Nutationen noch eine irgendwie beschaffene Schraubenlinie, die man durch eine rechtzeitig eingeschobene Stütze bloss zu erhalten, nicht etwa erst herzustellen hätte, dann würde doch diese Schraubenlinie eine ganz bestimmte Stellung zum Horizont und zwar voraussichtlich die lothrechte einnehmen, da ja Nutation und Geotropismus nach allen Himmelsgegenden gleiche Componenten liefern[1]). Wenn folglich eine windende Pflanze nach der Seite hin abgelenkt, d. h. bleibend gekrümmt werden soll, wie es z. B. bei einer Stütze nothwendig wird, welche zickzackförmig bald nach Norden oder Süden, bald nach Osten oder Westen geneigt ist, so bedarf es hierzu einer seitlichen, von Nutation und Geotropismus unabhängigen Kraft, welche die erforderlichen Krümmungen herbeiführt. Diese Kraft kann nun entweder durch einen Reiz wach gerufen werden, wie bei den Ranken, oder

[1]) Vgl. hierüber: Ambronn, Zur Mechanik des Windens, Theil II.

durch eine Greifbewegung, wie sie meiner Darstellung zufolge den Schlingpflanzen zukommt, oder irgendwie sonst. Das Wie ist Sache der Beobachtung. Wo aber ein Reiz nicht vorhanden und eine dritte Kraftquelle nicht bekannt ist, bleibt einstweilen nur die Greifbewegung übrig, um die Ablenkung nach der Stütze hin erklären zu können, und da diese Ablenkung nothwendig ist, so gilt dies auch von der Greifbewegung.

Wortmann wird nun vielleicht einwenden, dass hier eine andere Erklärung viel näher liege; er stelle sich die freien Windungen weit genug vor, um auch eine geneigte Stütze noch umfassen zu können. Beim Anlegen der Windungen kommen alsdann die letzteren zuerst auf derjenigen Seite mit der Stütze in Berührung, nach welcher diese geneigt ist; die Ablenkung ergebe sich also durch den einseitig vorwiegenden Widerstand der Stütze von selbst, das sei aber keine Greifbewegung. Ich gebe zu, dass man sich die Ablenkung so vorstellen kann, allein diese Vorstellung stimmt mit der Wirklichkeit nicht überein. Wäre sie zutreffend, so müsste bei einer nach Osten geneigten Stütze das Anlegen der obersten Windungen auf dieser nämlichen Seite beginnen und von da allmählich nach Süden und Norden hin fortschreiten, um endlich auf der Westseite seinen Abschluss zu finden. Das ist nun entschieden nicht der Fall, sondern die lockeren, noch nutationsfähigen Windungen vollziehen ihre Greifbewegungen in der von mir beschriebenen Weise, wobei die Neigung der Stütze nur einen sehr untergeordneten Einfluss übt.

Die vorstehende Beweisführung kann jetzt auch folgendermaassen formulirt werden. Es ist Thatsache, dass unterhalb der freien Windung des Sprossgipfels noch wiederholte Greifbewegungen der nutirenden Internodien stattfinden und dass dadurch (neben der wirklichen antidromen Torsion) bleibende Krümmungen nach der Stütze hin zu Stande kommen. Erst durch diese neu hinzukommenden Dauerkrümmungen, die sich mit den eventuell gegebenen der freien Windung combiniren, wird demzufolge der definitive Zustand hergestellt — und natürlich ohne Überschuss. Daraus folgt aber, dass die freie Windung für sich allein einen ausreichenden Betrag bleibender Krümmungen nach der Stütze hin nicht zu liefern vermag, die Mitwirkung der Greifbewegung also durchaus nothwendig ist. Aber noch mehr: die freie Windung des Gipfels kann vollständig fehlen, ohne dass

der Vorgang des Windens dadurch gestört würde. Die Arbeitsleistung der Greifbewegung müsste vielleicht in diesem Falle etwas höher veranschlagt werden; dafür dauern aber auch die Nutationen lange genug, um selbst beträchtlich erhöhten Anforderungen entsprechen zu können. Die Vorarbeit der freien Windung ist also ganz und gar überflüssig.

Was sonst noch (S. 16 ff.) über die „fundamentale Bedeutung" der freien Windungen gesagt ist, kann ich um so eher mit Stillschweigen übergehen, als ich meine Ansicht hierüber bereits früher ausgesprochen habe [1]). Neue, bedeutsame Thatsachen sind seitdem — abgesehen von den Untersuchungen Ambronn's — nicht hinzugekommen. Ich überlasse also die freien Windungen der freien Discussion.

Auf die Frage, wie oft denn die Greifbewegung stattfinden müsse, bis eine lockere Windung zur anliegenden, festen geworden (S. 6), kann ich nur erwidern, dass sie in dieser Form nicht gestellt werden darf. Wir können ja bloss das Ergreifen und Wiederloslassen controliren und auch das nur so lange, als noch ein deutliches Abheben des nutirenden Stengels am Contactpunkte stattfindet. In späteren Stadien dauern zwar die Spannungsänderungen in Folge der Nutation noch einige Zeit fort; wir sehen aber jetzt bloss noch das Festhalten, nicht das Ergreifen der Stütze. Es ist dies derselbe Zustand, der bei sehr dicken Stützen von Anfang an gegeben ist. Übrigens ist auch der Krümmungsantheil, der auf die sichtbaren Greifbewegungen fällt, nicht bloss von ihrer Zahl und Dauer, sondern auch von der Energie, mit der sie ausgeführt werden, und von der Grösse des Widerstandes abhängig.

Für die Geradestreckung oder das Abwickeln der noch nicht fixirten Windungen am Klinostaten, für welche Wortmann (S. 16) einen besonderen Factor in Anspruch nimmt, erscheint mir die Erklärung Ambronn's, die sich auf Baranetzky's Beobachtungen über das Aufhören der rotirenden Nutation stützt, vollkommen ausreichend. Eine besondere, geradestreckende Kraft braucht nur Derjenige, der die vergänglichen Nutationskrümmungen in solchen Fragen wie bleibende behandelt, was allerdings bei Wortmann zutrifft.

[1]) Pringsheim's Jahrb., Bd. XIII, S. 372 (1882); diese Sammlung, S. 436.

Es erübrigt jetzt noch, mit einigen Worten auf die wenig kritische Art hinzuweisen, in welcher Wortmann die Torsionserscheinungen, speciell die wirkliche antidrome Torsion bespricht. Man sollte meinen, es wäre eine selbstverständliche Forderung, bei der Prüfung der von mir dargelegten Beziehungen dieser antidromen Torsion zur Greifbewegung nur solche Beobachtungen zu verwerthen, die sich auf regelmässiges Winden beziehen. Das Abgleiten der Endknospe von der Stütze und die damit zusammenhängenden homodromen Torsionen, die in der freien Natur sehr häufig vorkommen, müssen natürlich vermieden werden. Darauf haben nun die früheren Autoren nicht geachtet; sie haben überhaupt die Frage, um die es sich jetzt handelt, gar nicht gestellt und folglich auch nichts zu ihrer Lösung beigetragen. Dessenungeachtet citirt Wortmann alle auf Torsion bezüglichen Angaben von Mohl, Palm, Darwin, de Vries, Sachs, Pfeffer, um sie gegen die meinigen, die von Ambronn und Baranetzky bestätigt worden sind, in die Wagschale zu legen. Ich halte das für ein unzulässiges Verfahren.

Was sodann die eigenen Beobachtungen Wortmann's über diesen Punkt betrifft, so bedürfen sie einer geradezu umgestaltenden Correctur, deren Betrag sich indess nachträglich nicht leicht feststellen lässt. Wortmann weicht nämlich, ganz so wie Kohl, in der Unterscheidung von „gedreht" und „ungedreht" vollständig von den in der Mechanik anerkannten Grundsätzen ab; er bezeichnet z. B. den in meiner Abhandlung „über das Winden der Pflanzen" besprochenen und in Fig. 14 abgebildeten Stab ausdrücklich als gedreht (S. 28), obschon eine wirkliche Torsion hier absolut ausgeschlossen ist. Unter solchen Verhältnissen ist natürlich jede Verständigung abgeschnitten. Wozu also noch Erörterungen? Einem so ungeometrischen Widerstand gegenüber ist auch mit den besten geometrischen Gründen nichts auszurichten.

Bezüglich der homodromen Torsion, die übrigens für die Mechanik des Windens so gut wie keine Bedeutung hat, ist Wortmann zu der Ansicht gelangt, dass dieselbe „nichts anderes ist als eine verlangsamte kreisende Nutation" (S. 23). Wie das zu verstehen sei, mag Jeder, der sich dafür interessirt, selbst prüfen. Ich für meinen Theil will nicht verhehlen, dass

mir die einschlägigen Darlegungen völlig unklar und dunkel vorkommen. Das ist jedenfalls keine Mechanik im exactwissenschaftlichen Sinne; man könnte sie eher Gefühlsmechanik nennen.

In den Schlussbemerkungen citirt Wortmann noch eine mit seiner Auffassung übereinstimmende Mittheilung von Fr. Noll[1]) „über rotirende Nutation an etiolirten Keimpflanzen", worin zunächst gesagt ist, „dass negativer Geotropismus verbunden mit rotirender Nutation ein dünnes Internodium vollkommen zum Schlingen befähigen". Das ist auch unzweifelhaft richtig und wird von Niemandem widersprochen. Daran schliesst sich nun aber ohne allen logischen Zusammenhang das ceterum censeo, „dass die nachträglichen Torsionen im Stengel und die von Schwendener an einem complicirten Falle des Windens entdeckte Greifbewegung secundäre Hülfsmittel hochentwickelter Schlingpflanzen darstellen" — und darauf allein kommt es in dieser Frage an. Von einem auf inductivem Wege gefundenen Resultate kann hier aber gar nicht die Rede sein; es ist eine blosse Meinungsäusserung, ohne Motivirung. Ausserdem bemerke ich, dass Noll einfache und complicirte Fälle des Windens offenbar nicht zu unterscheiden weiss, denn sonst würde er den von mir beschriebenen allereinfachsten Fall (wobei die freie Windung gänzlich wegfällt) nicht zu den complicirten rechnen. Übrigens ist nicht zu verlangen, dass ein Beobachter, dessen Versuchsobjecte es höchstens auf zwei steile Windungen brachten, mit dem Vorgang des Windens näher vertraut sei.

Zusatz

(October 1897).

Durch die Untersuchungen von R. Kolkwitz (Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1895, S. 495), welcher die wirkliche antidrome Torsion während der „Greifbewegung" durch Beobachtung einer quer in den greifenden Spross hineingesteckten Glasnadel direct bestimmte, dürfte wohl auch für Diejenigen, welche bis dahin die Richtigkeit meiner Darstellung bezweifelt hatten, un-

[1]) Bot. Zeitg. 1885, No. 42.

abweislich festgestellt sein, dass die Greifbewegung mit ihren Consequenzen zu den wesentlichen Bedingungen des Windens gehört.

Bezüglich der weiteren Frage, ob bei der Herstellung bleibender Windungen ausser der Greifbewegung noch andere, von verschiedenen Autoren betonte Momente mitspielen, wird abzuwarten sein, wie die zu Gunsten derselben vorgebrachten Beweise sich bewähren. Meines Erachtens ist bis dahin weder die Bedeutung der „freien Windungen“ im Sinne von Sachs, noch die angeblich von der Schwerkraft bewirkte „transversale Krümmung“ Baranetzky's als erwiesen zu erachten.

Kolkwitz, welcher den freien Windungen in der oben citirten Arbeit ein besonderes Kapitel widmet, vermochte irgend eine Beziehung derselben zur Mechanik des normalen Windens nicht nachzuweisen; er fand im Gegentheil, „dass ein Spross sein Spitzenwachsthum einstellt, wenn er zwei bis drei bleibende freie Windungen gebildet hat.“

Ebenso muss die Baranetzky'sche Transversalkrümmung als mit bekannten Thatsachen unvereinbar bezeichnet werden. Denn sie kann doch nur zu Stande kommen, wenn die der Stütze zugewandte Seite des horizontal gedachten Sprosses sich geotropisch anders verhält als die abgekehrte. Wäre dies wirklich der Fall, so müsste folgerichtig immer eine bestimmte Längslinie auf die concave Seite der Windungen zu liegen kommen; der Spross wäre mit anderen Worten in Bezug auf die Stütze physiologisch dorsiventral. Nun hat aber schon H. de Vries gezeigt, dass eine solche Dorsiventralität nicht besteht, dass vielmehr jede beliebige Längslinie zur concaven werden kann. Es ist folglich von vorne herein unstatthaft, einer bestimmten Linie oder longitudinal verlaufenden Zone besondere Eigenschaften zuzuschreiben.

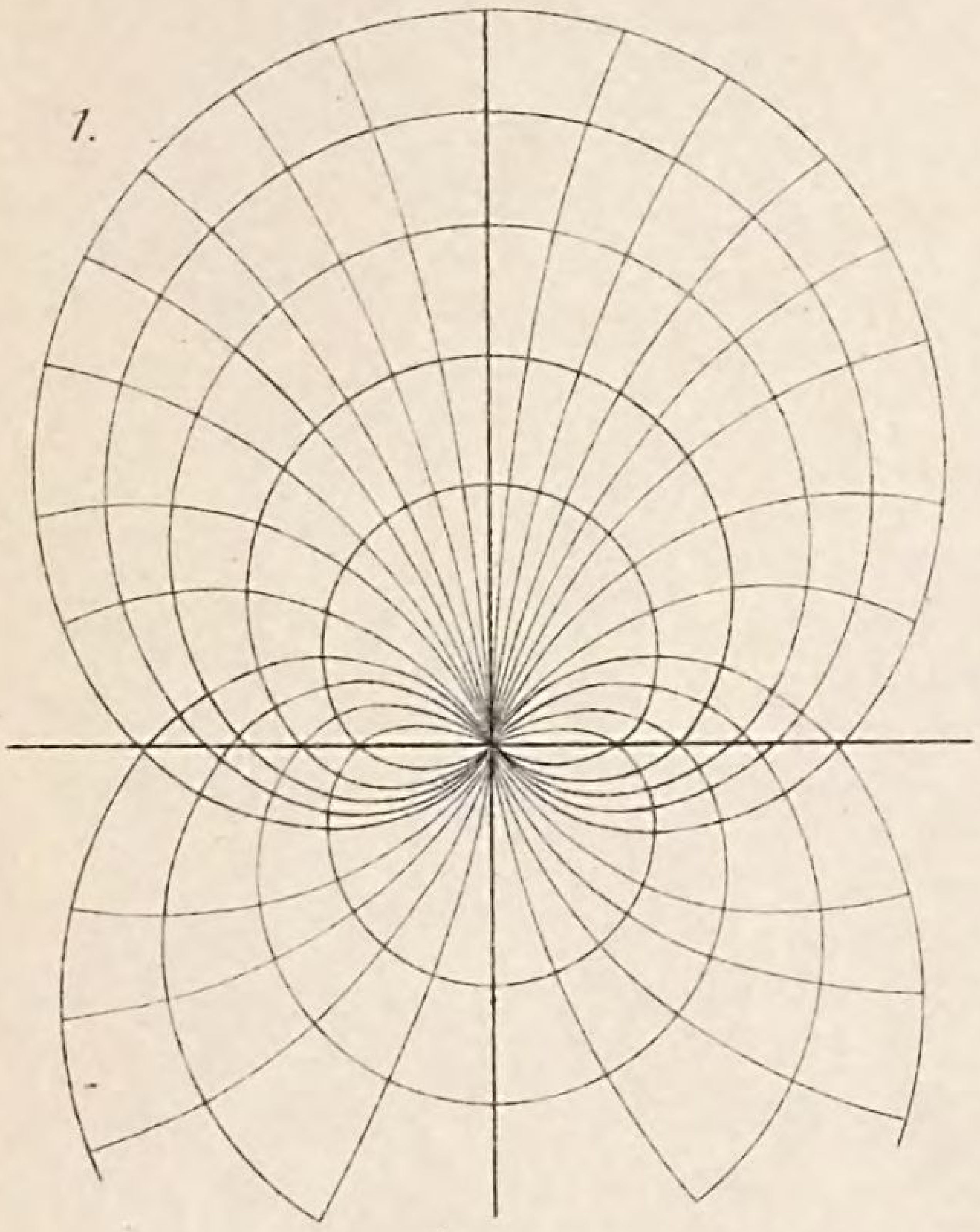
Auch die Beweisführung Ambronn's, wonach homodrome Windungen durch negativen Geotropismus, verbunden mit Nachwirkungen der Schwerkraft, entstehen können, flösst mir nachgerade Bedenken ein. Ich hielt sie früher für einwandsfrei und hatte auf Grund derselben das Verhalten niedergelegter krautiger Stengel, die sich geotropisch nach oben gekrümmt hatten, für den Fall abgeleitet, dass der Krümmungsbogen horizontal gelegt und dann wieder der geotropischen Aufrichtung ausgesetzt würde.

Eine auf der Convexseite des Bogens angebrachte Tuschlinie sollte nach der zweiten Krümmung, der Theorie zufolge, einen steil schraubenlinigen Verlauf zeigen. Die angestellten Versuche belehrten mich aber, dass meine Ableitung fehlerhaft war: die Tuschlinie rückte auf die Flanke, blieb aber genau longitudinal. Offenbar gab hierbei ein von Ambronn und mir vernachlässigter Factor den Ausschlag, nämlich die von Vöchting als Rectipetalität bezeichnete Eigenschaft wachsender Sprosse[1]).

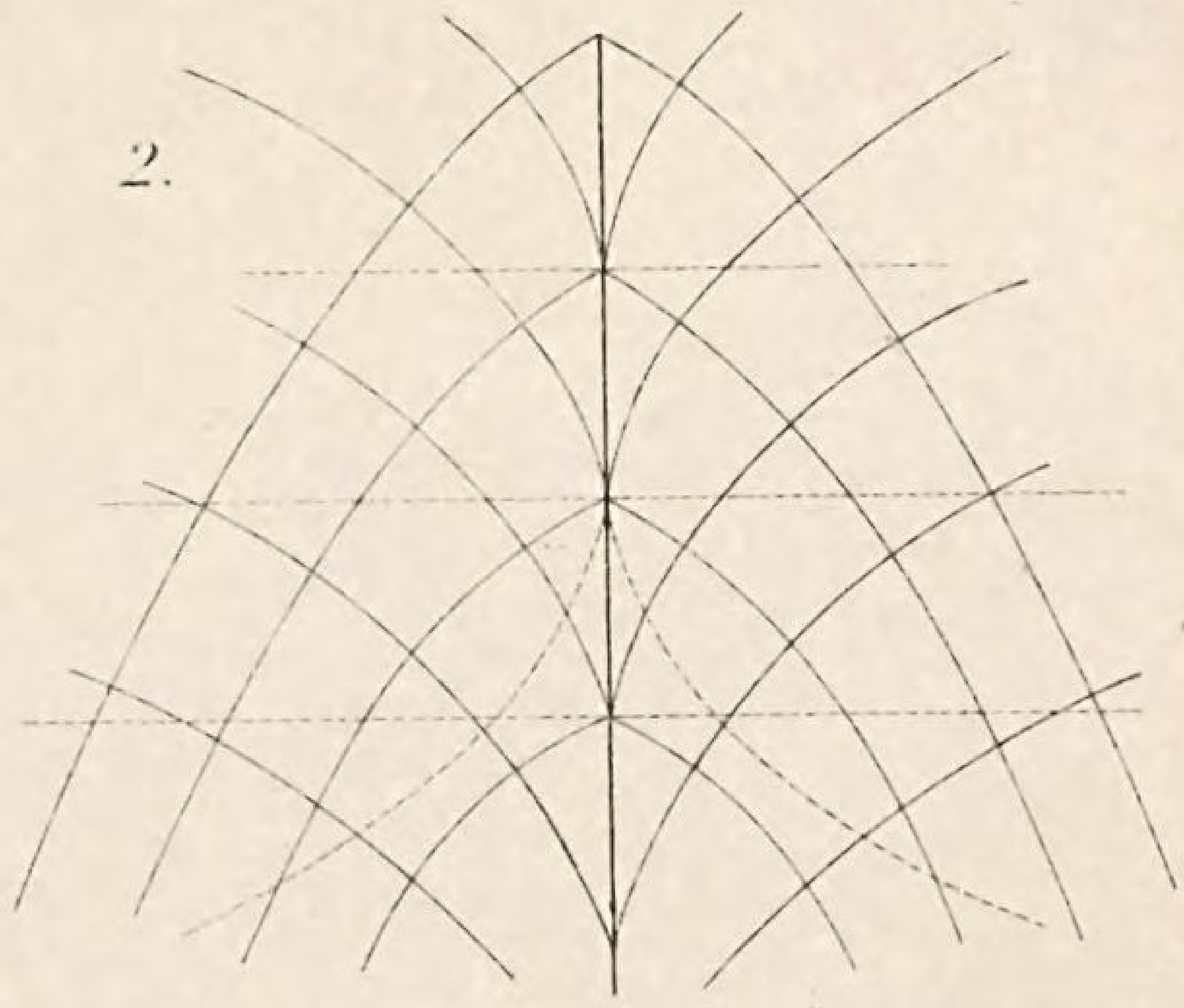
Dieser nämliche Factor dürfte auch bei windenden Sprossen in übereinstimmender Weise zur Geltung kommen. Torsionen und wendeltreppenartige Krümmungen wären alsdann ausgeschlossen.

[1]) Vgl. Schwendener und Krabbe, Orientirungstorsionen der Blätter und Blüthen. Abhandl. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1892, S. 94; diese Sammlung, Bd. II.

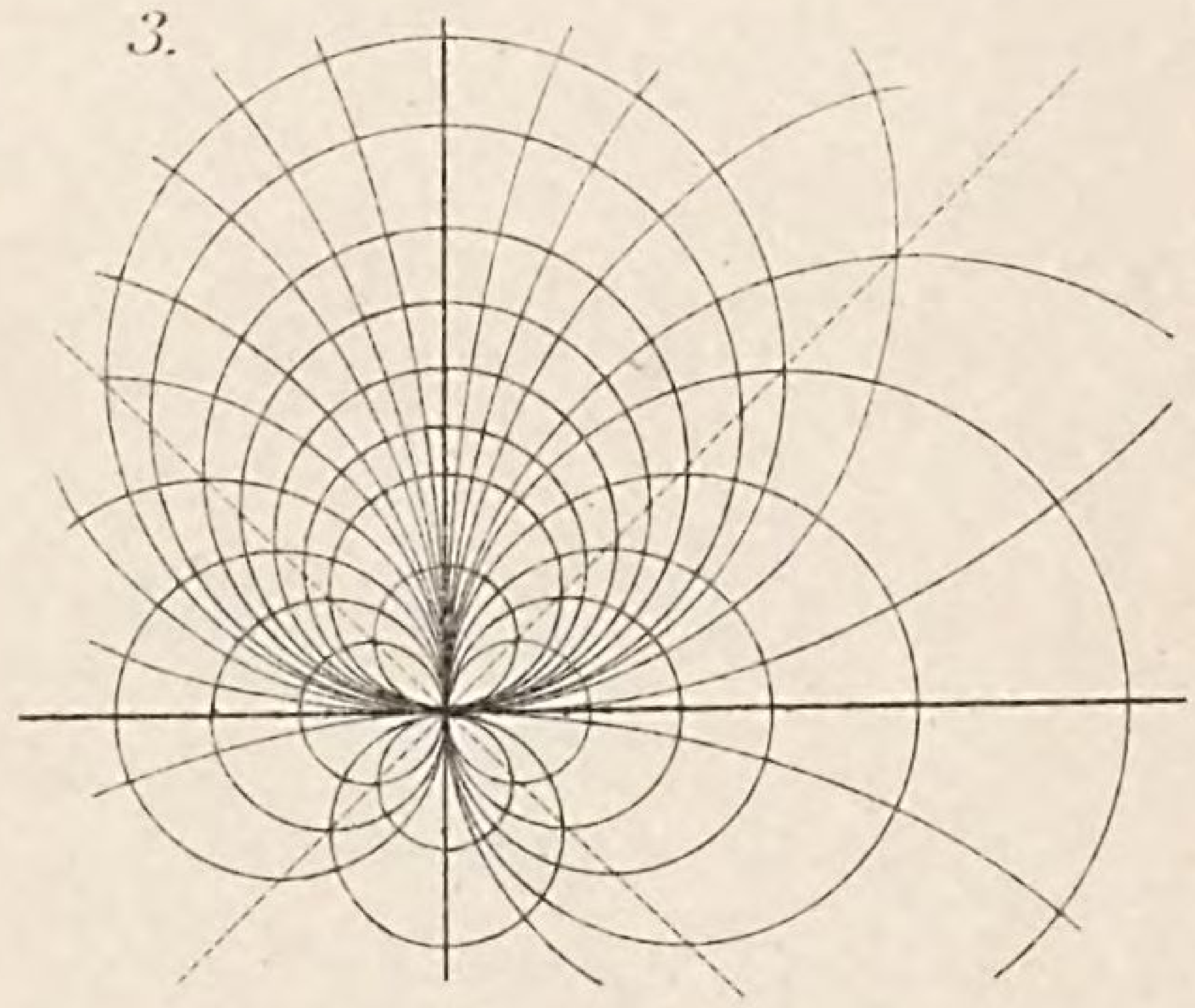
1.



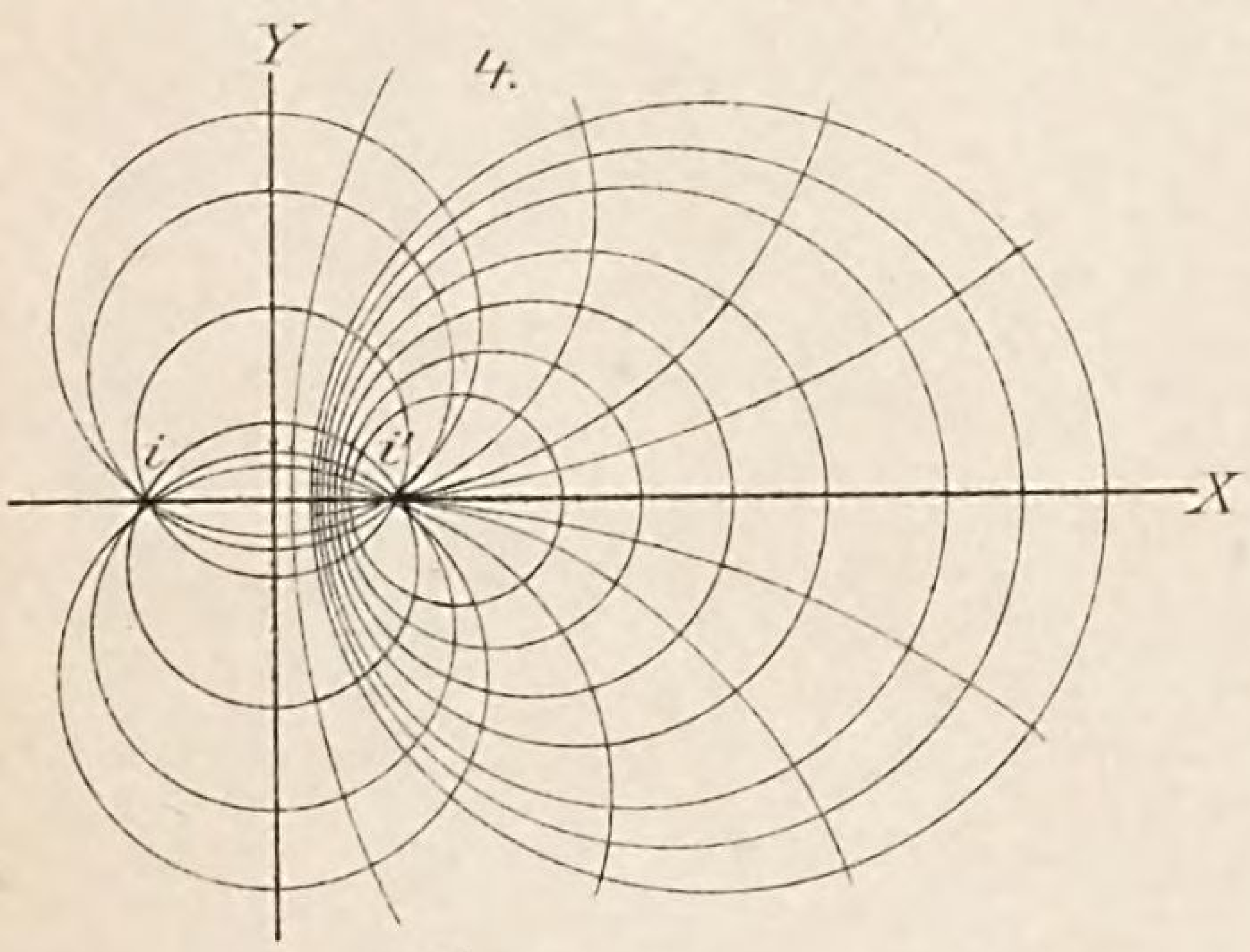
2.



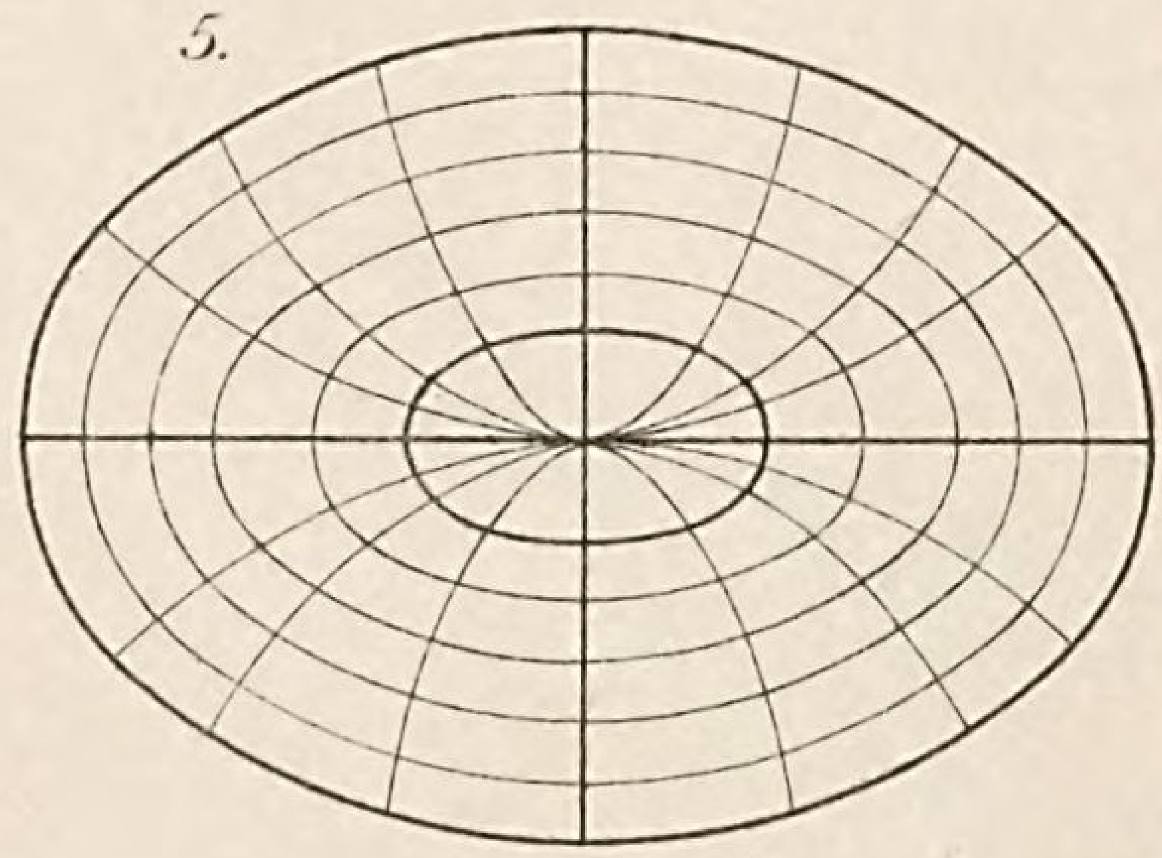
3.



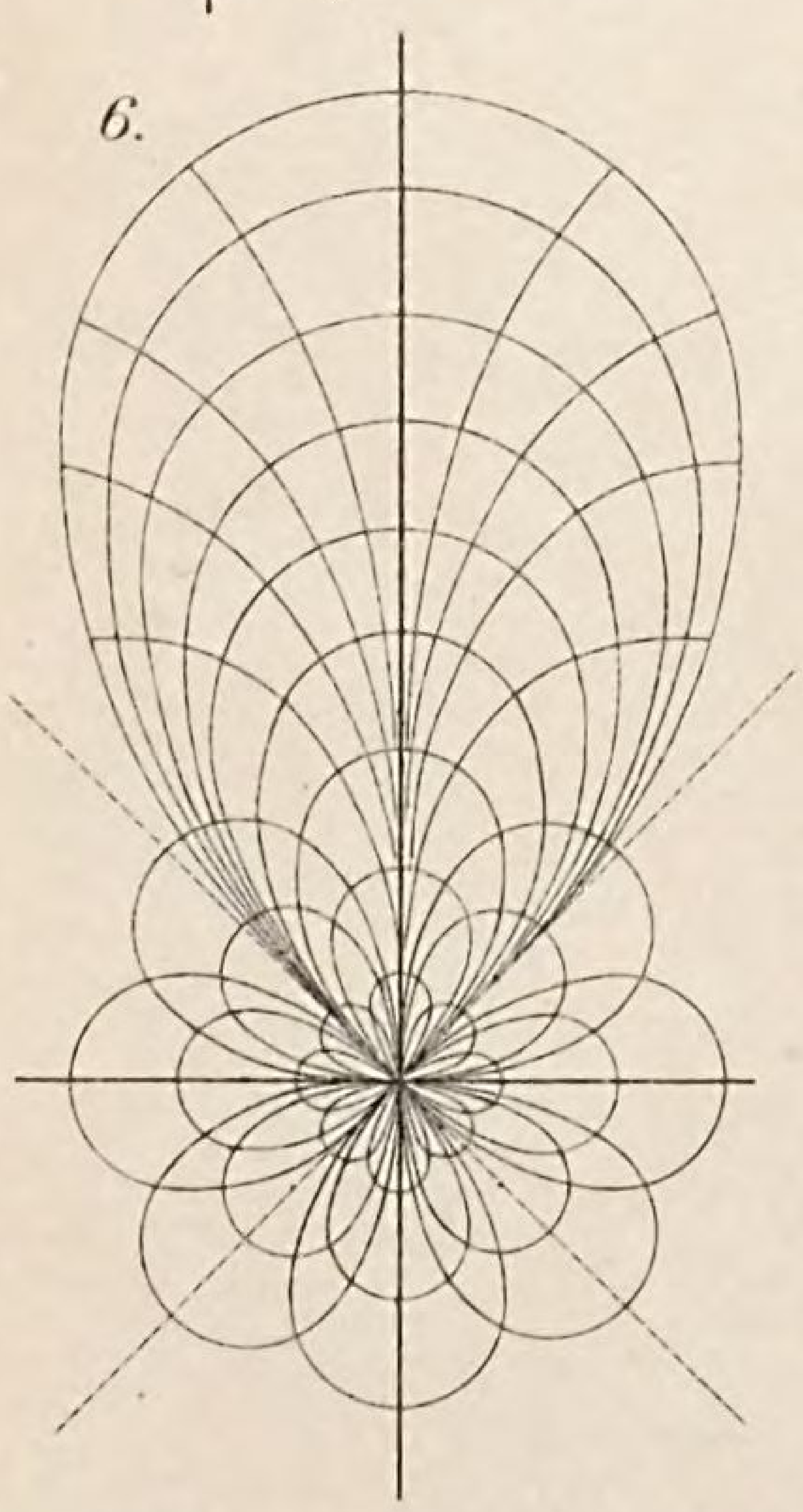
4.



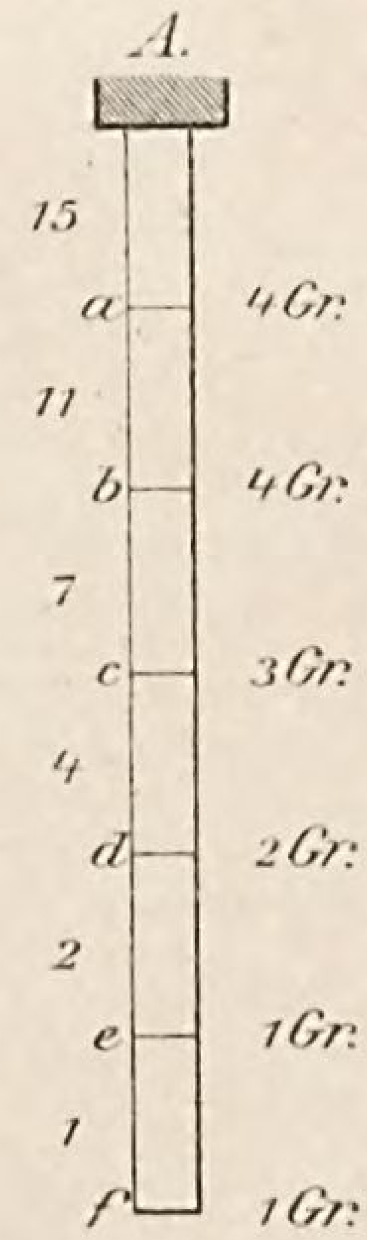
5.



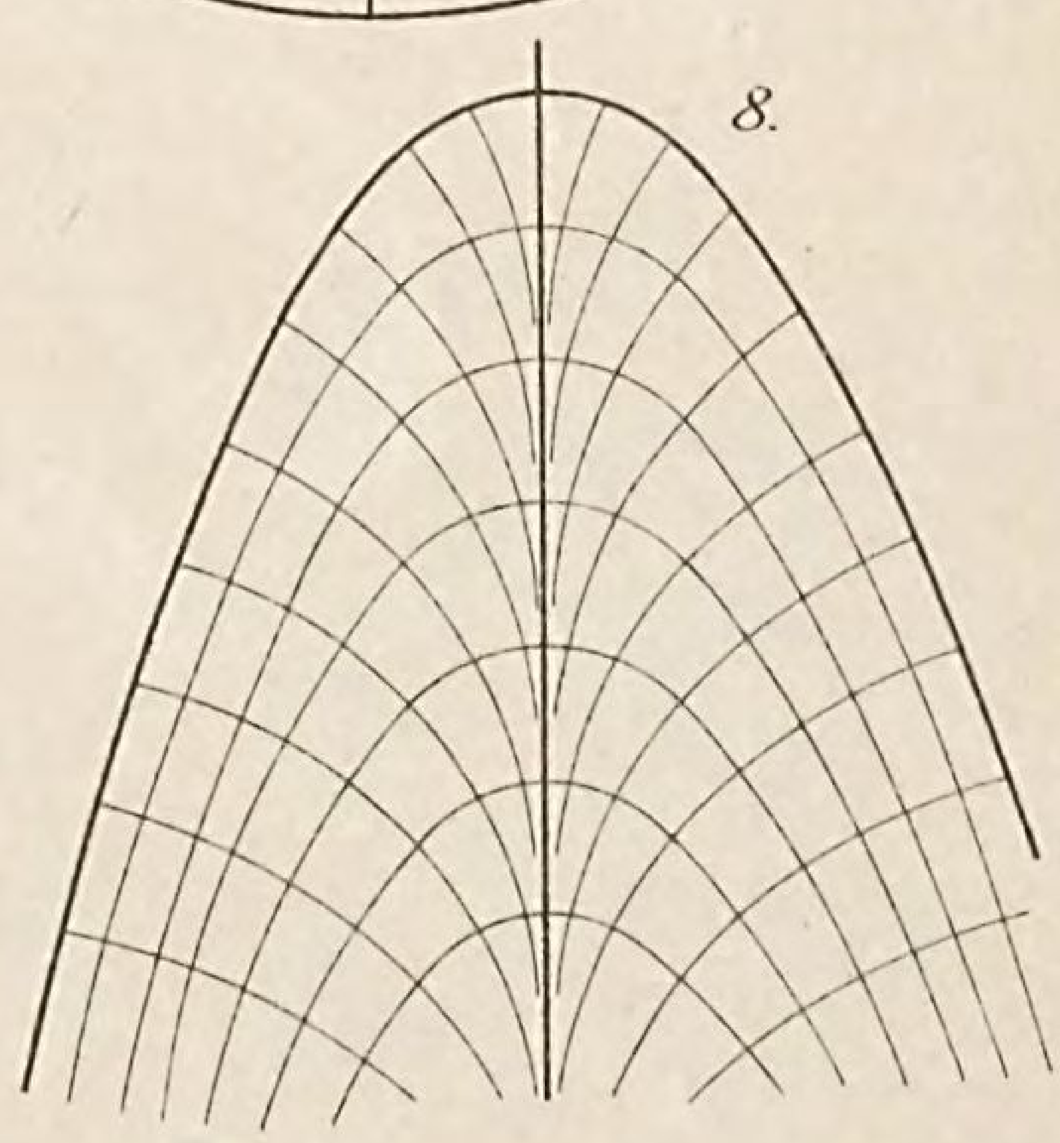
6.



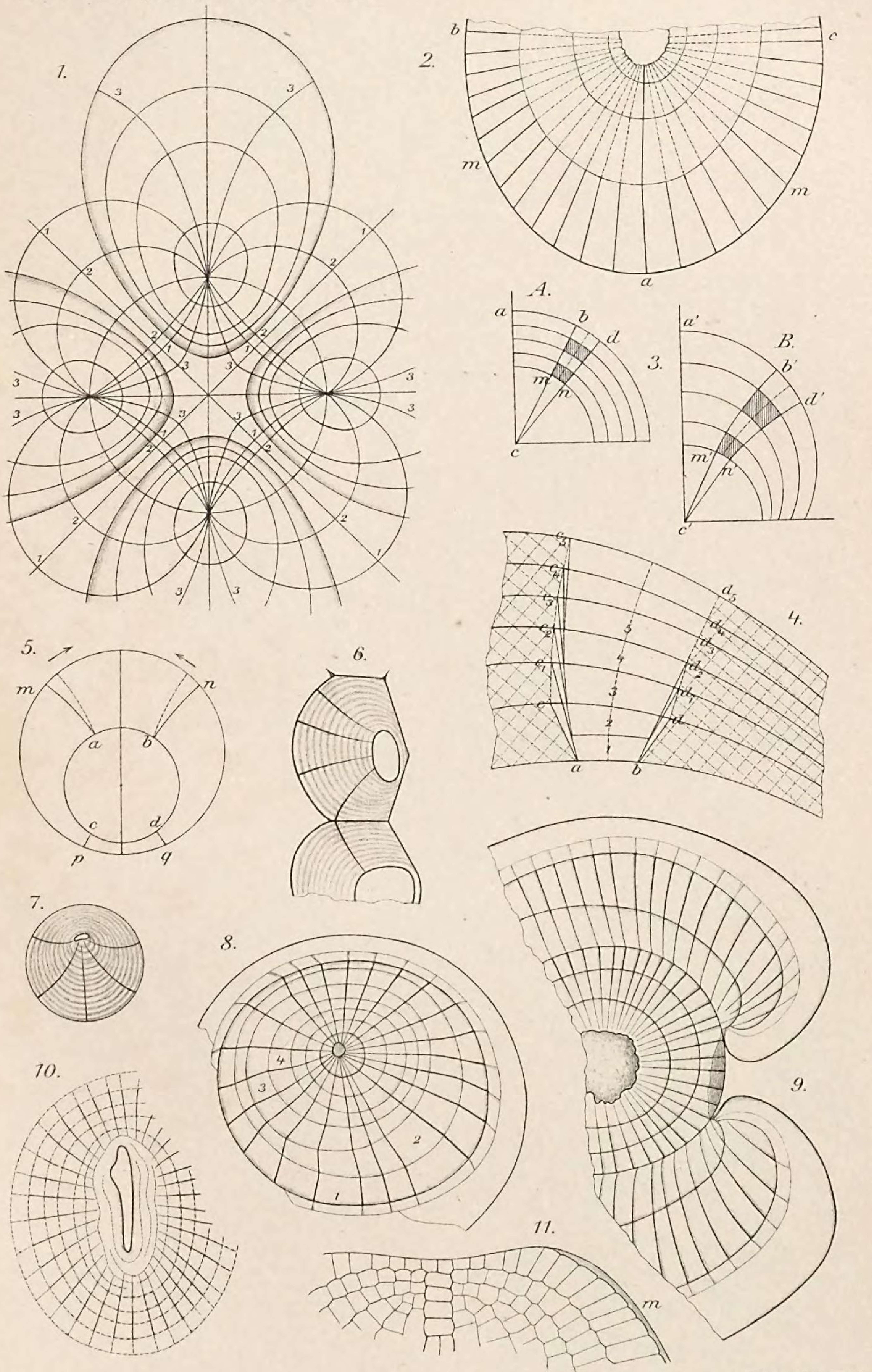
7.



8.

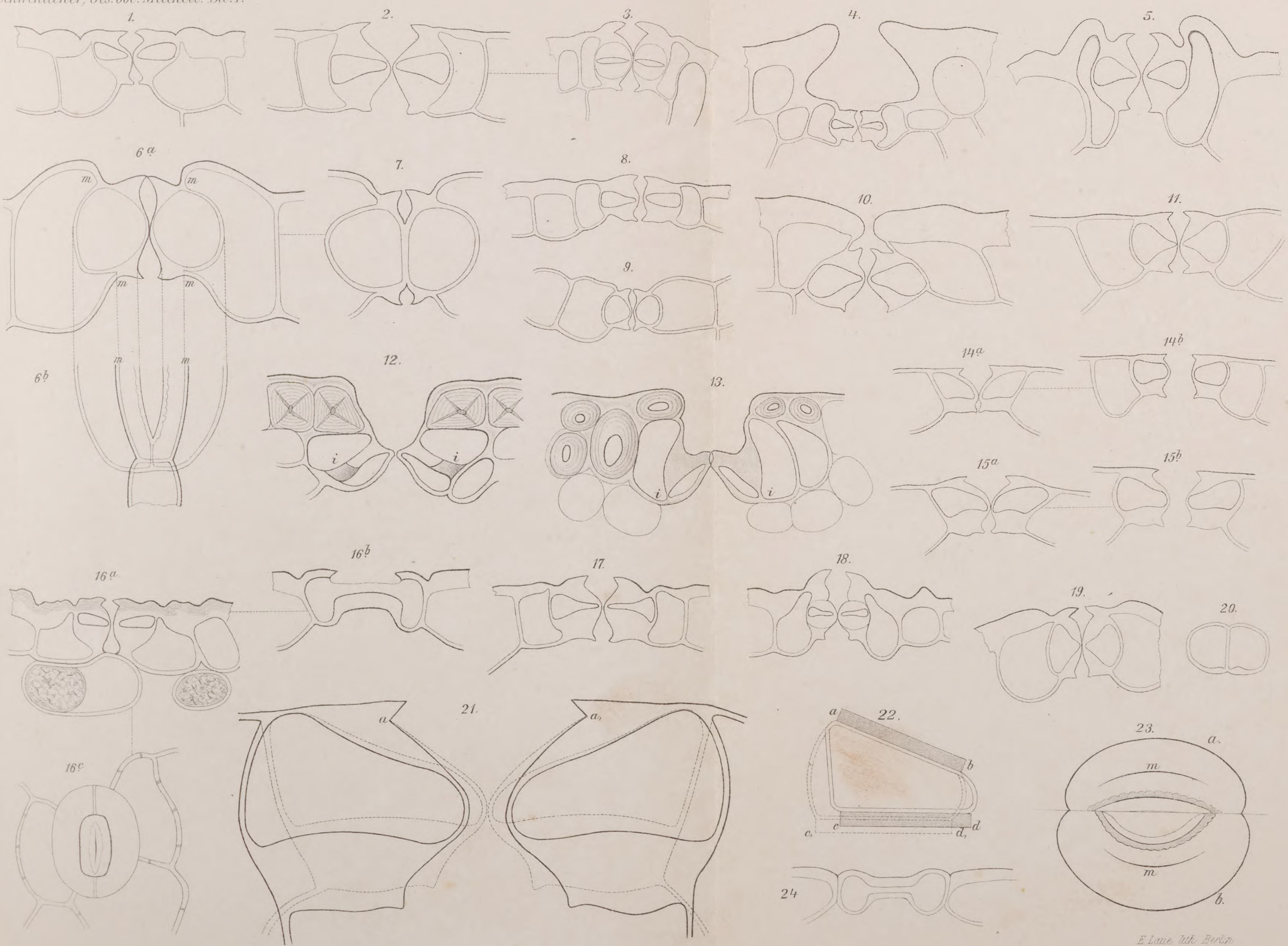


E. Laue lith. Berlin.

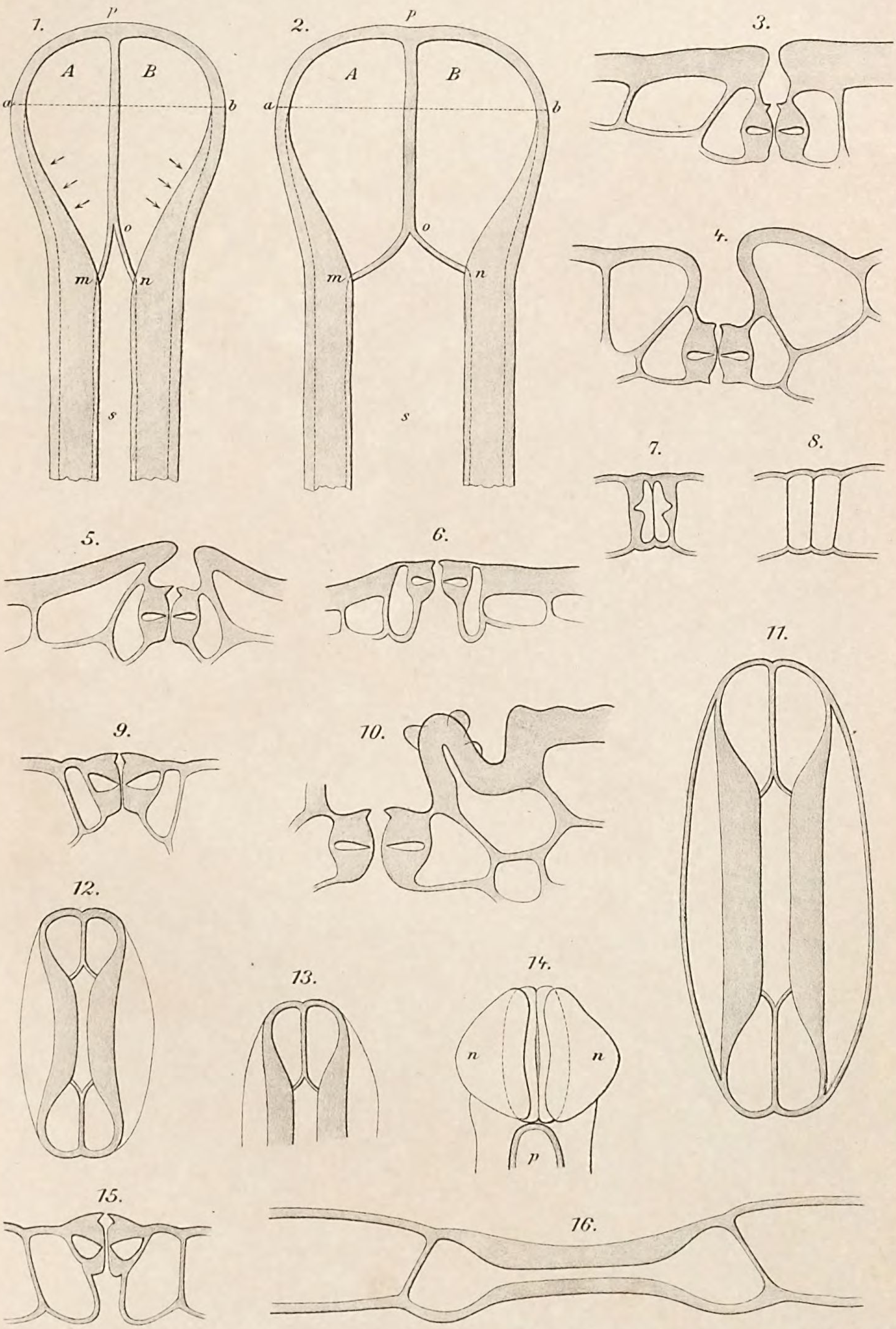


E. Laue lith. Berlin.

Sc

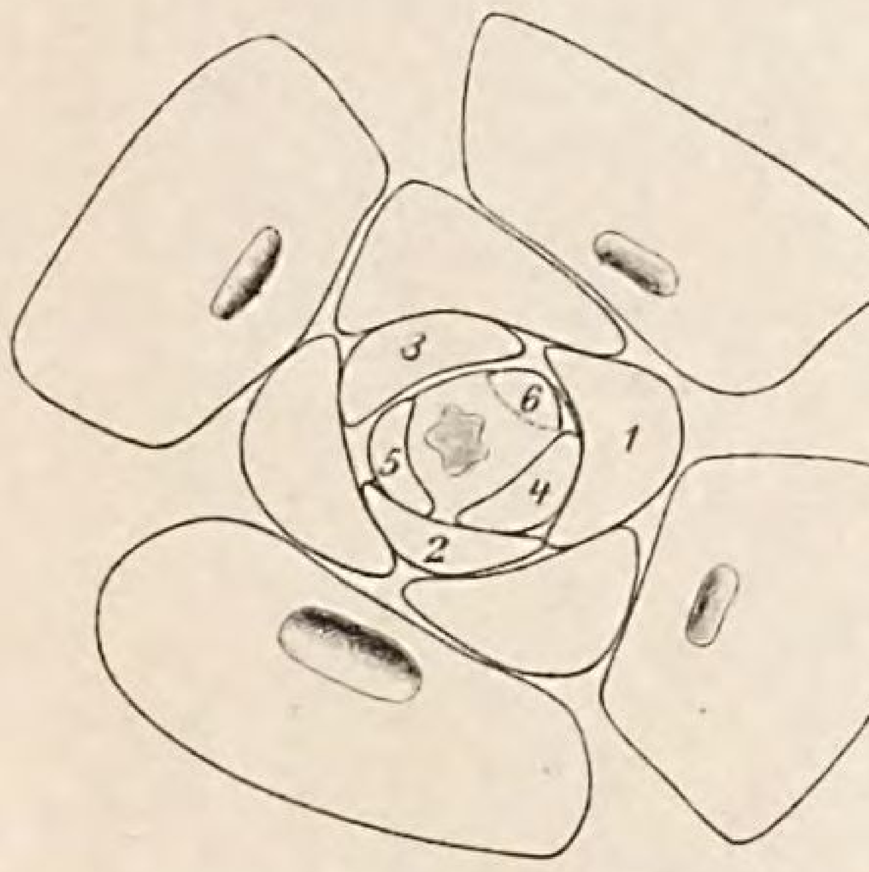


E. Loue, lith. Berlin

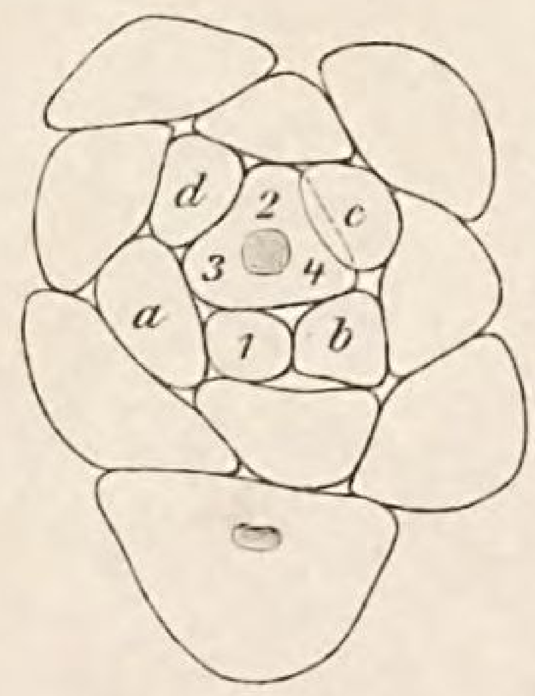


E. Laue lith. Berlin.

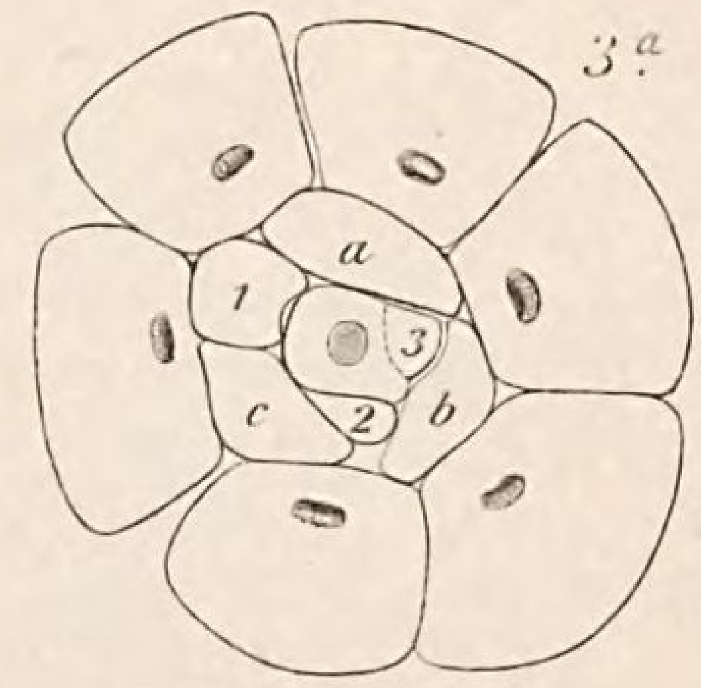
1.



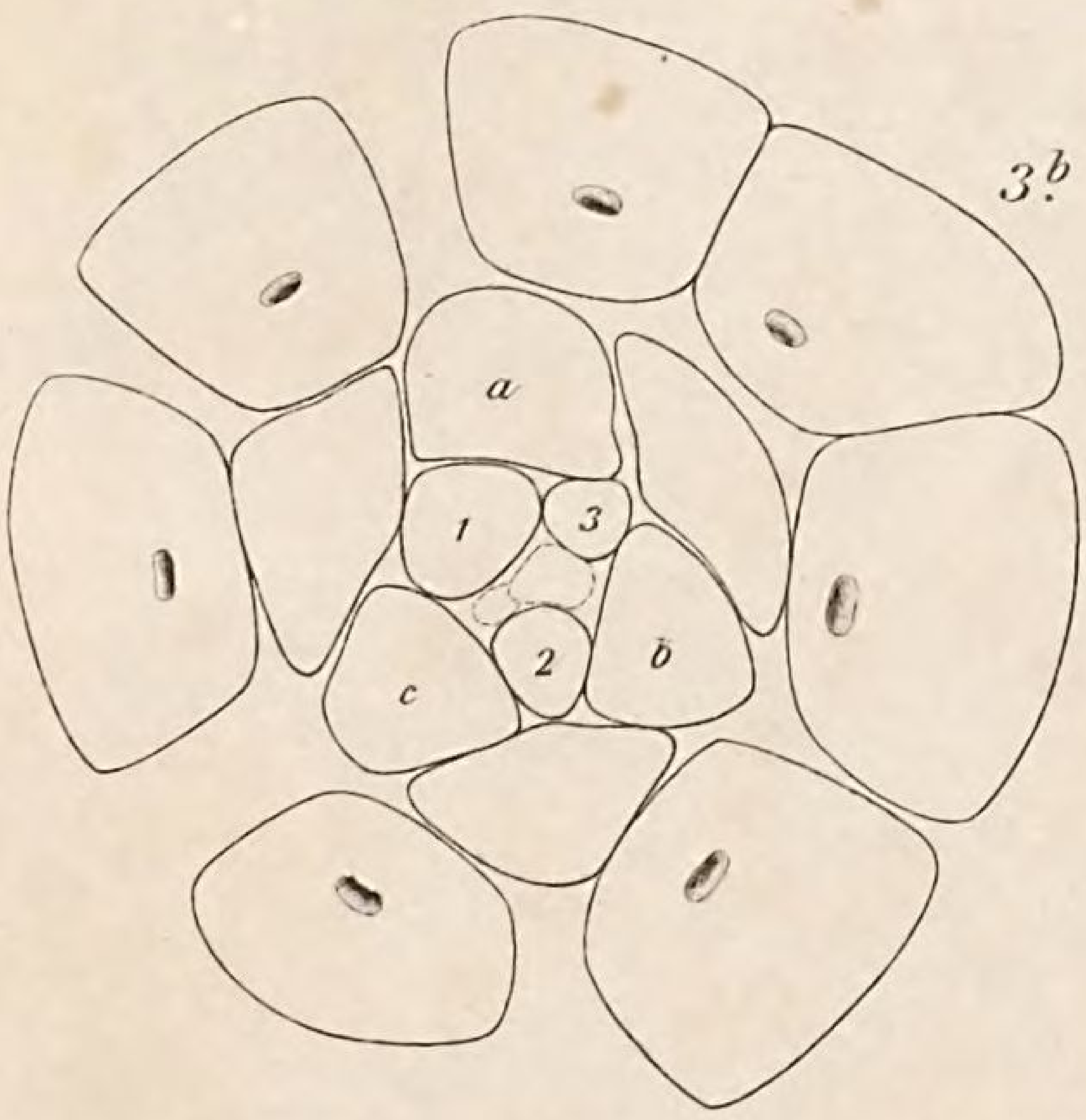
2.



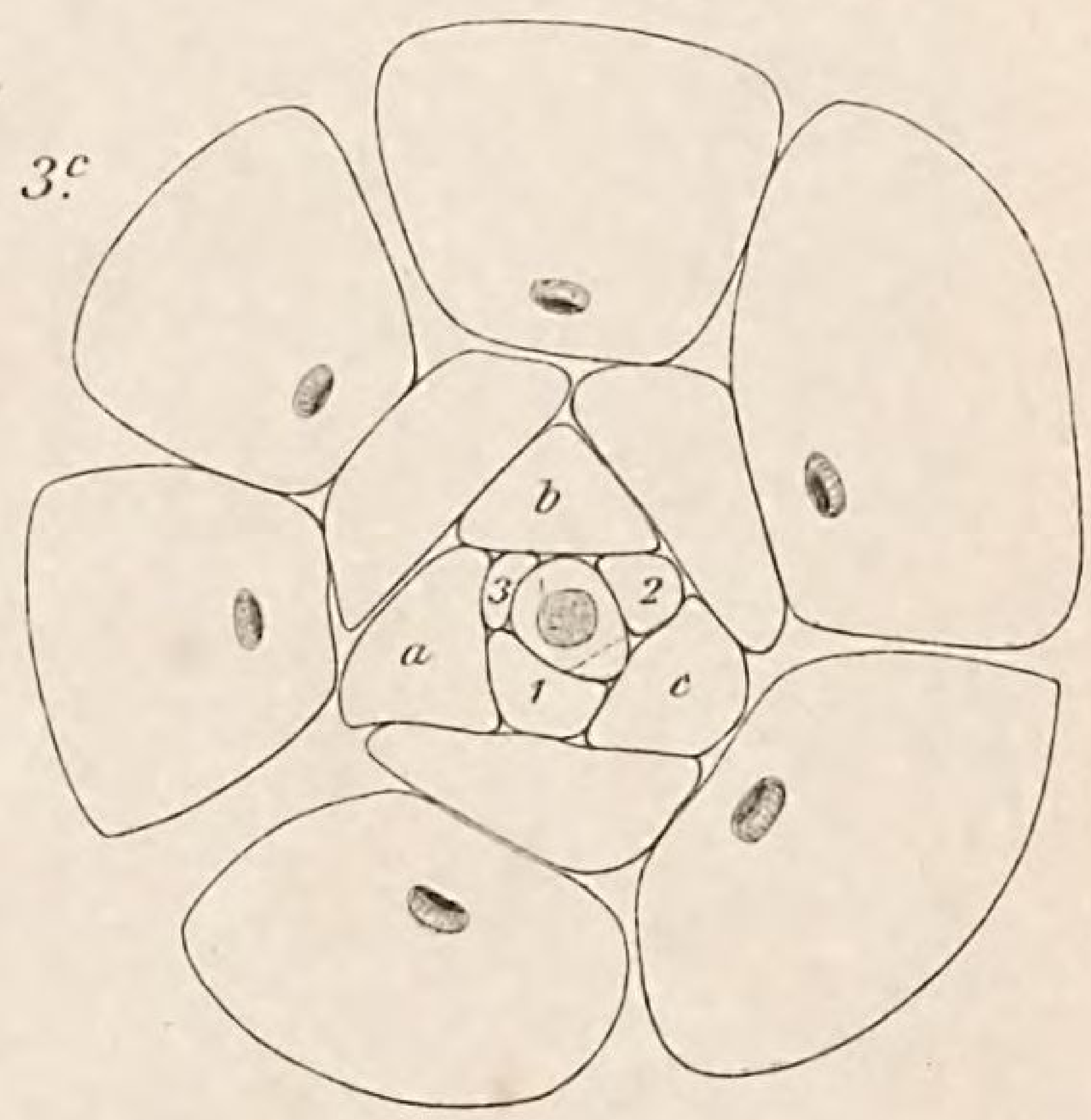
3.a



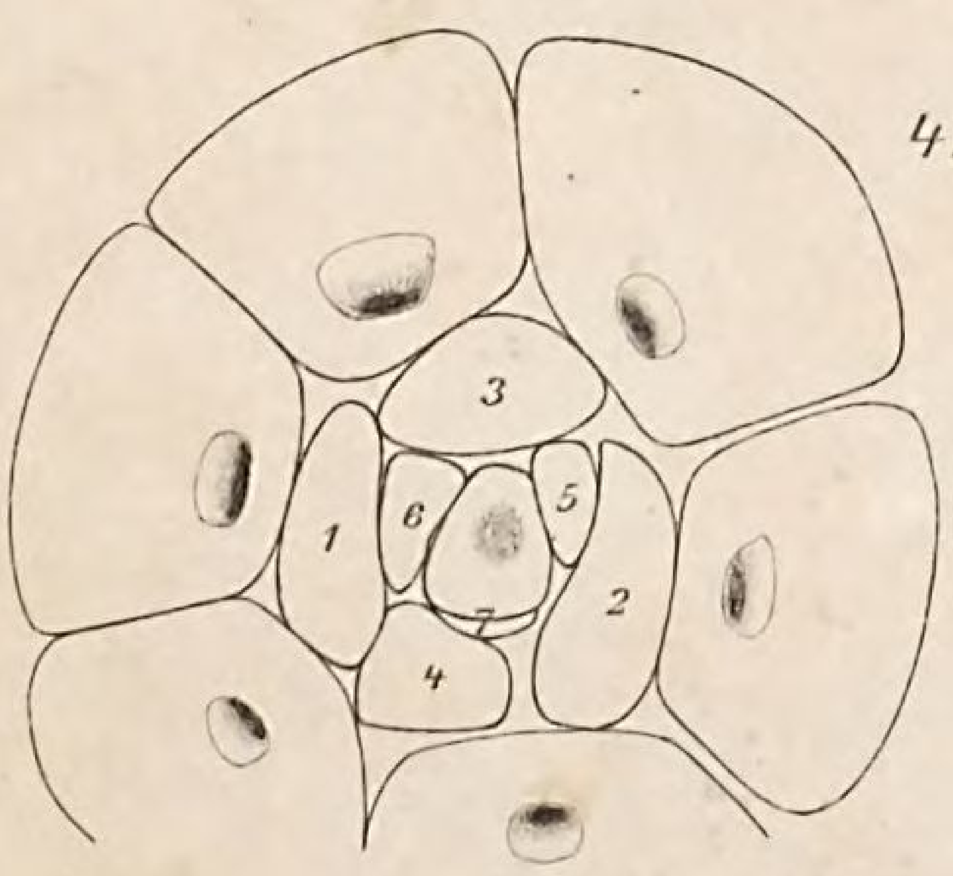
3.b



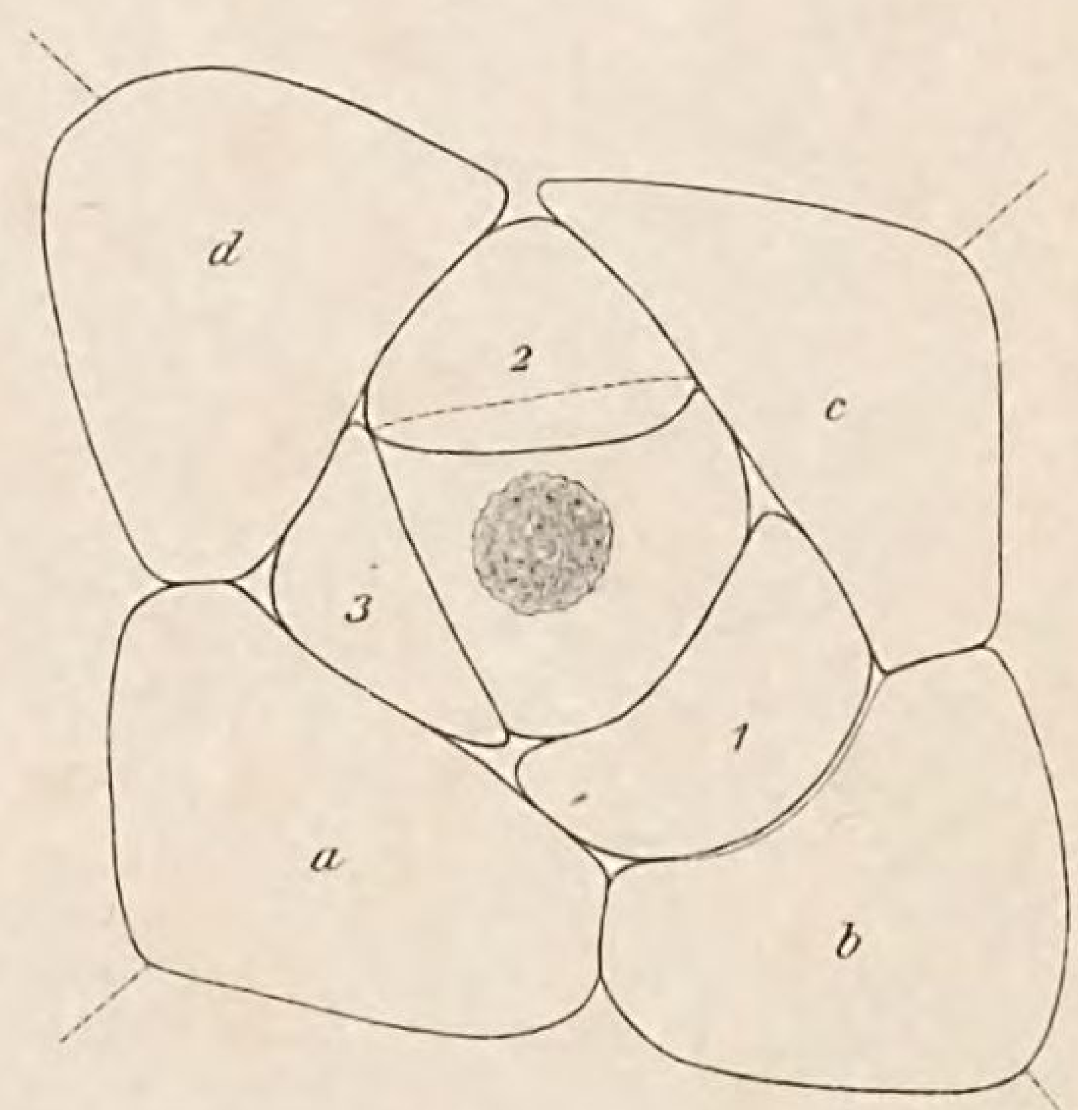
3.c



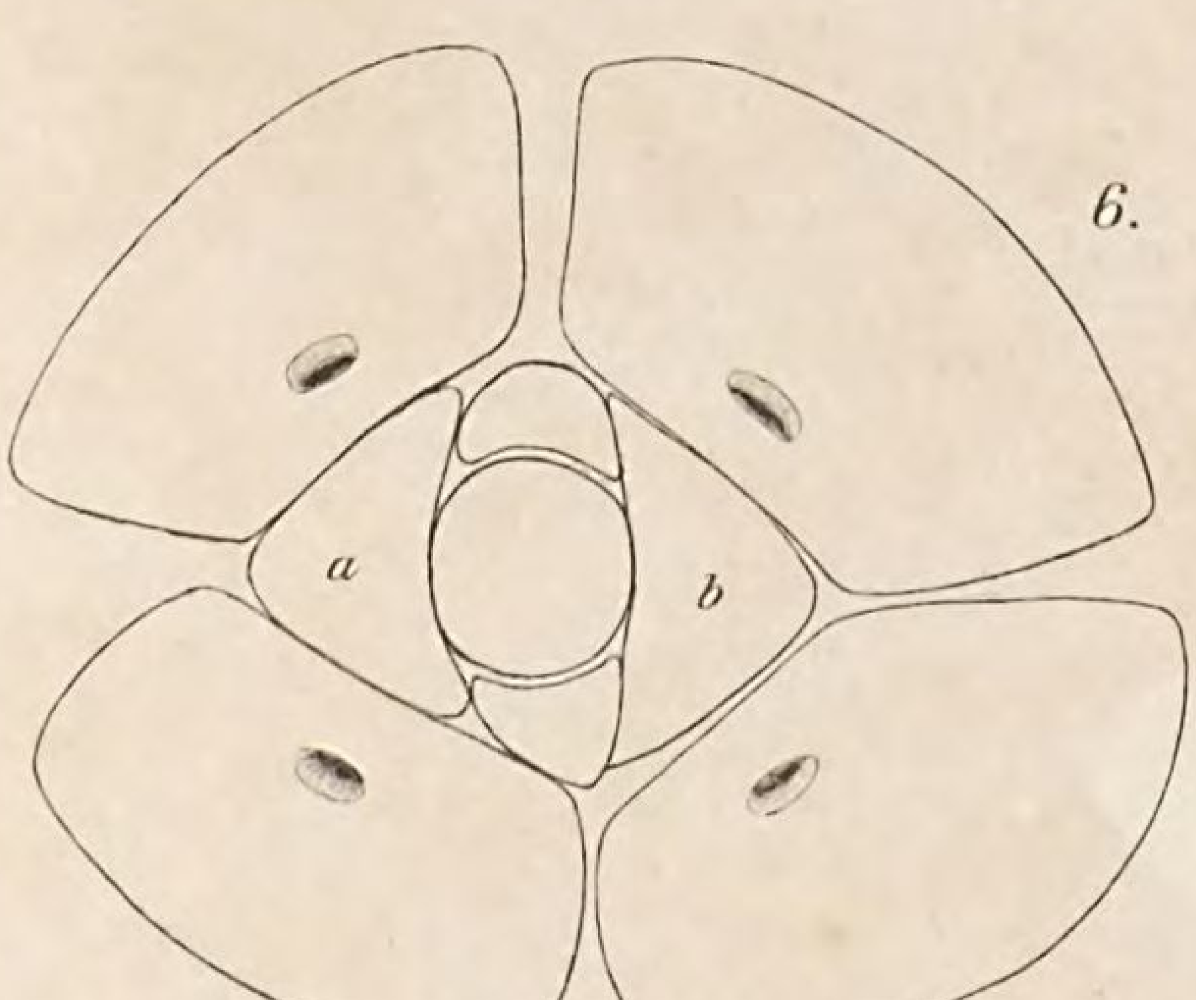
4.



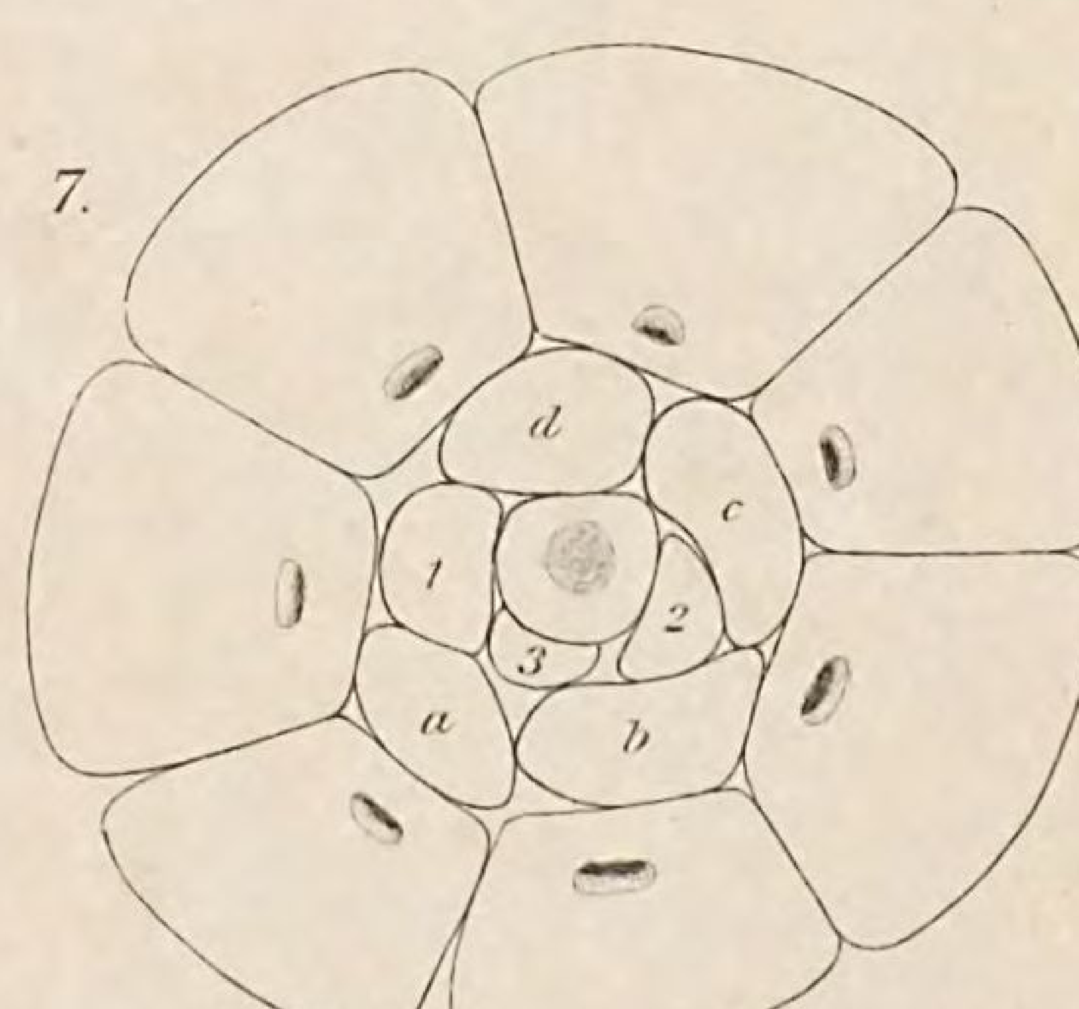
5.

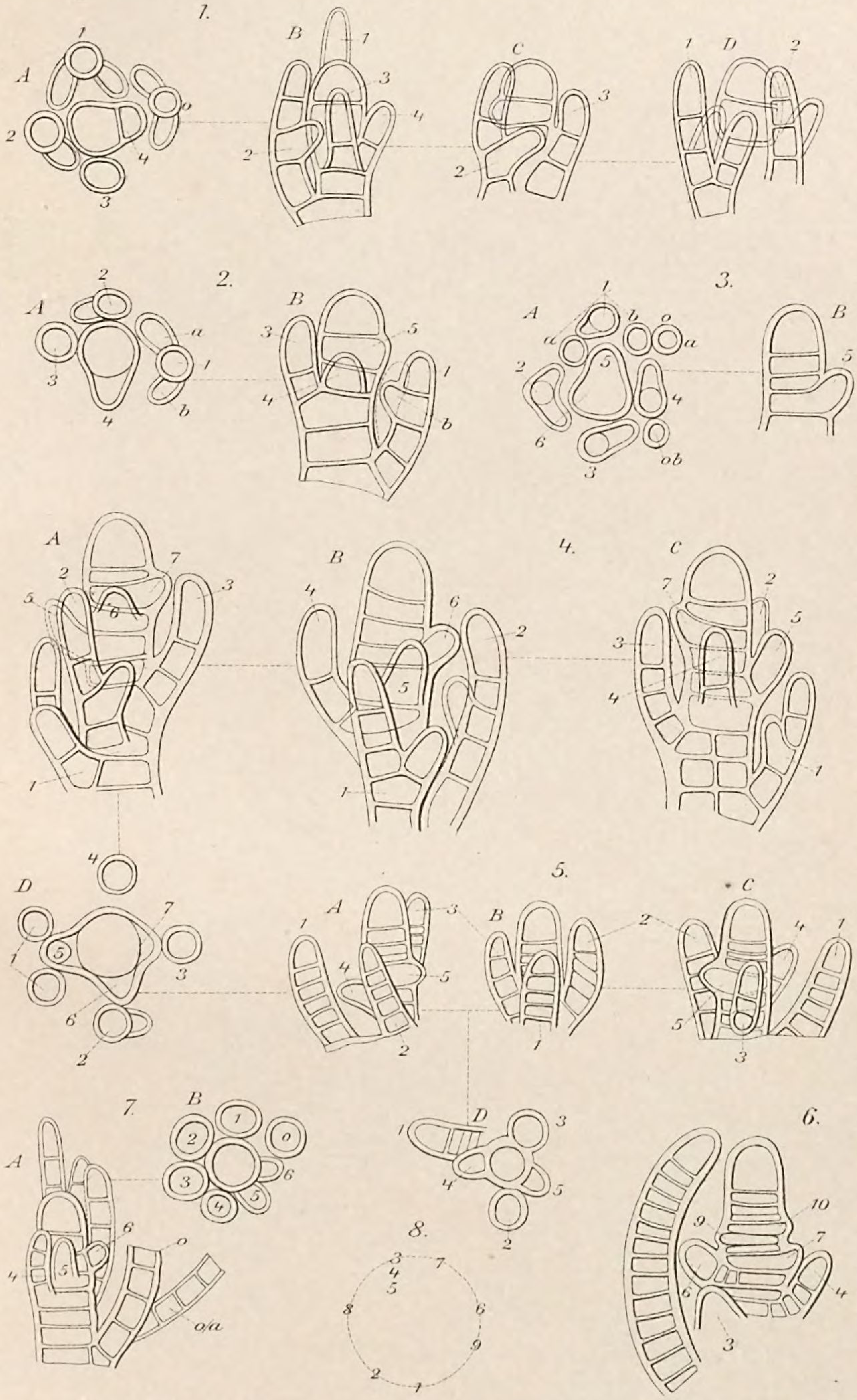


6.

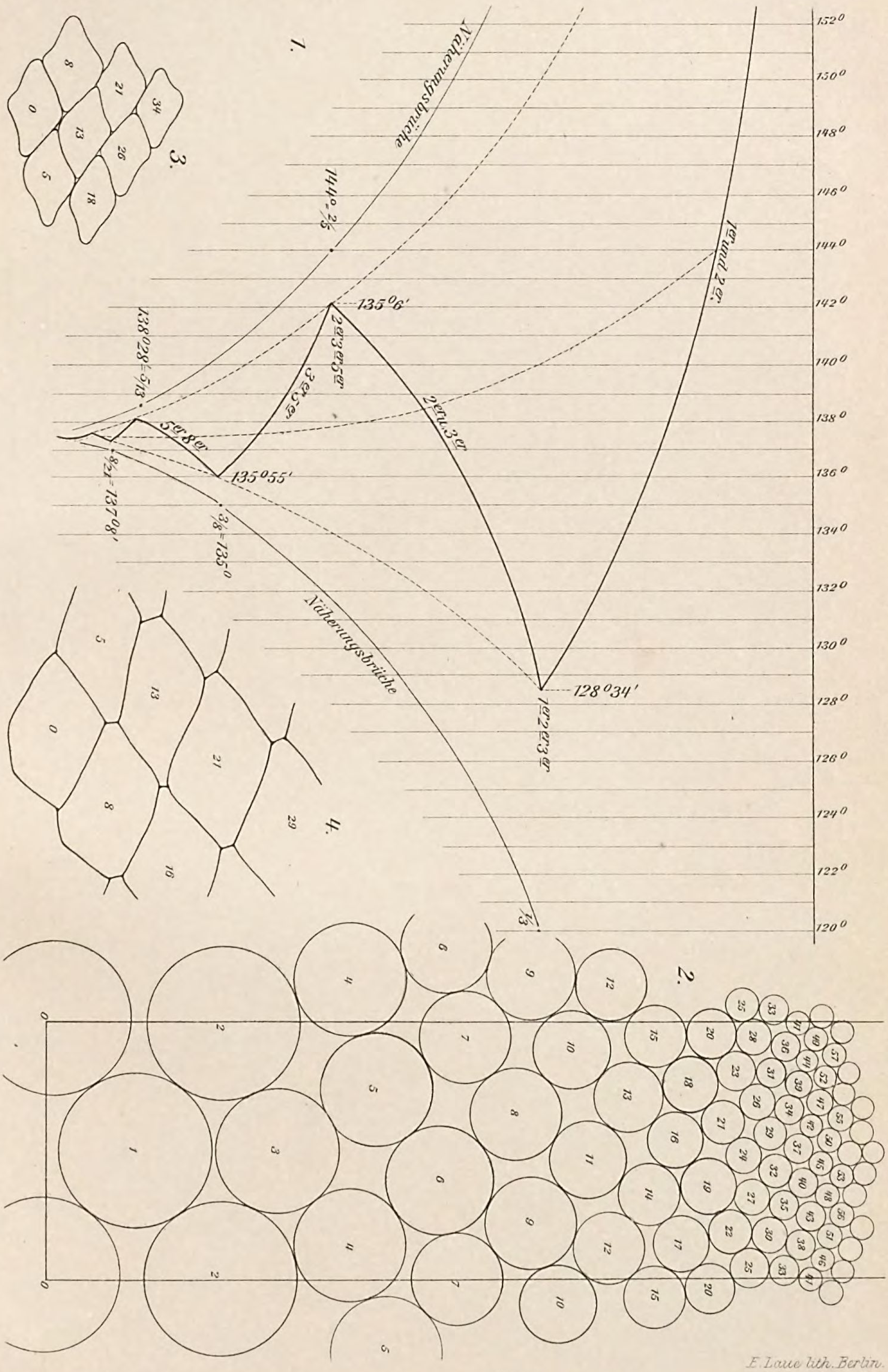


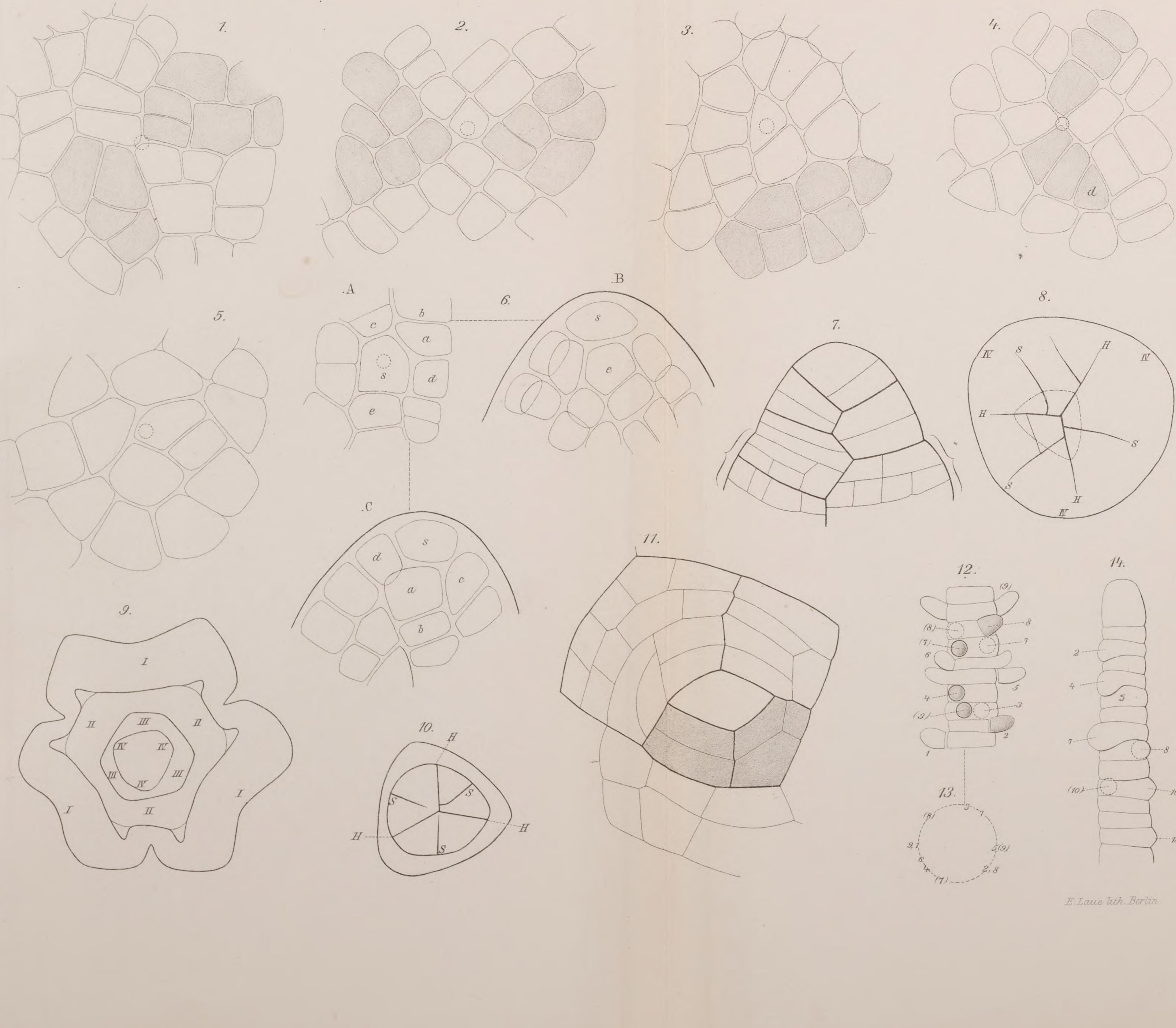
7.



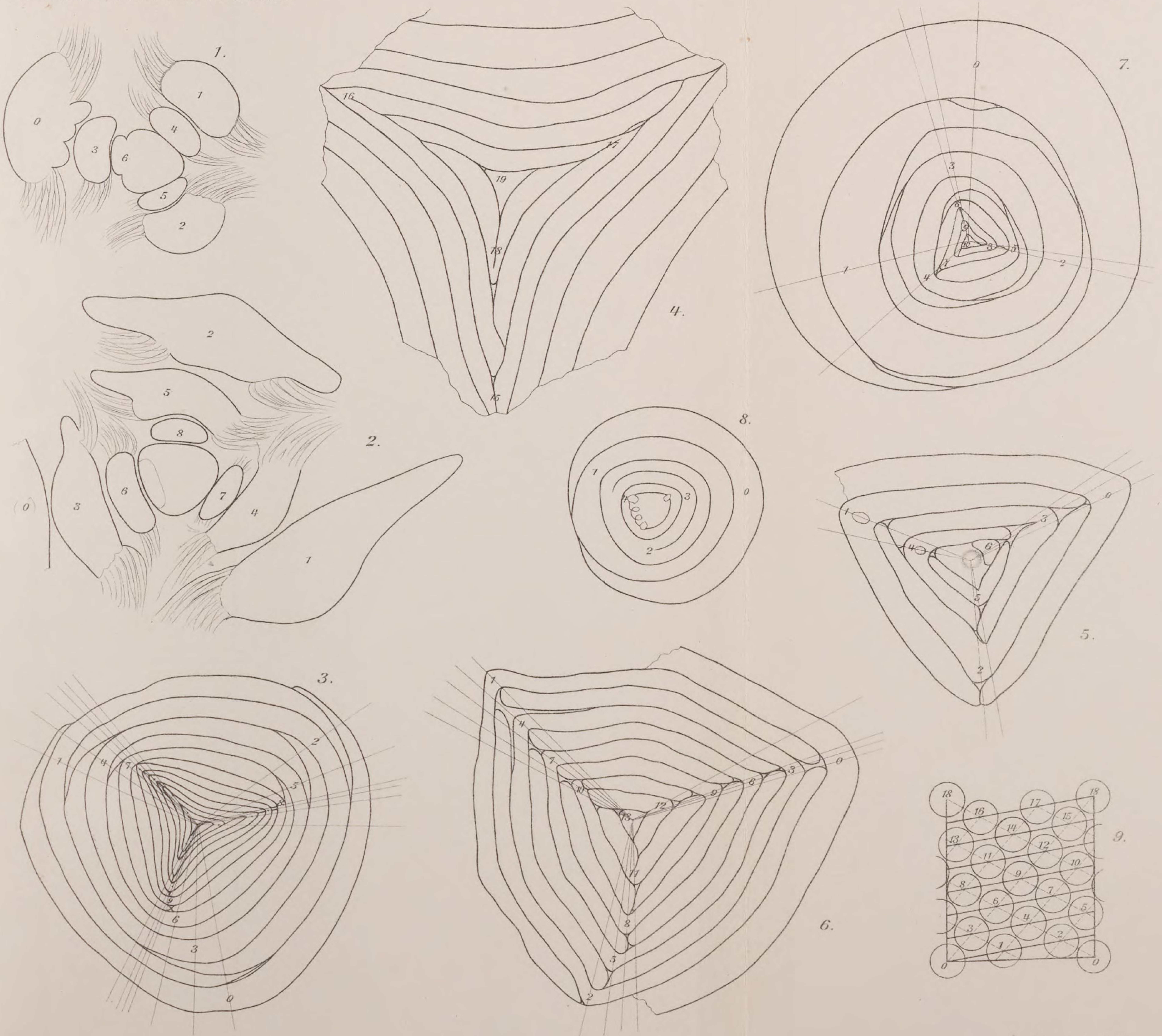


E. Laue lith. Berlin.

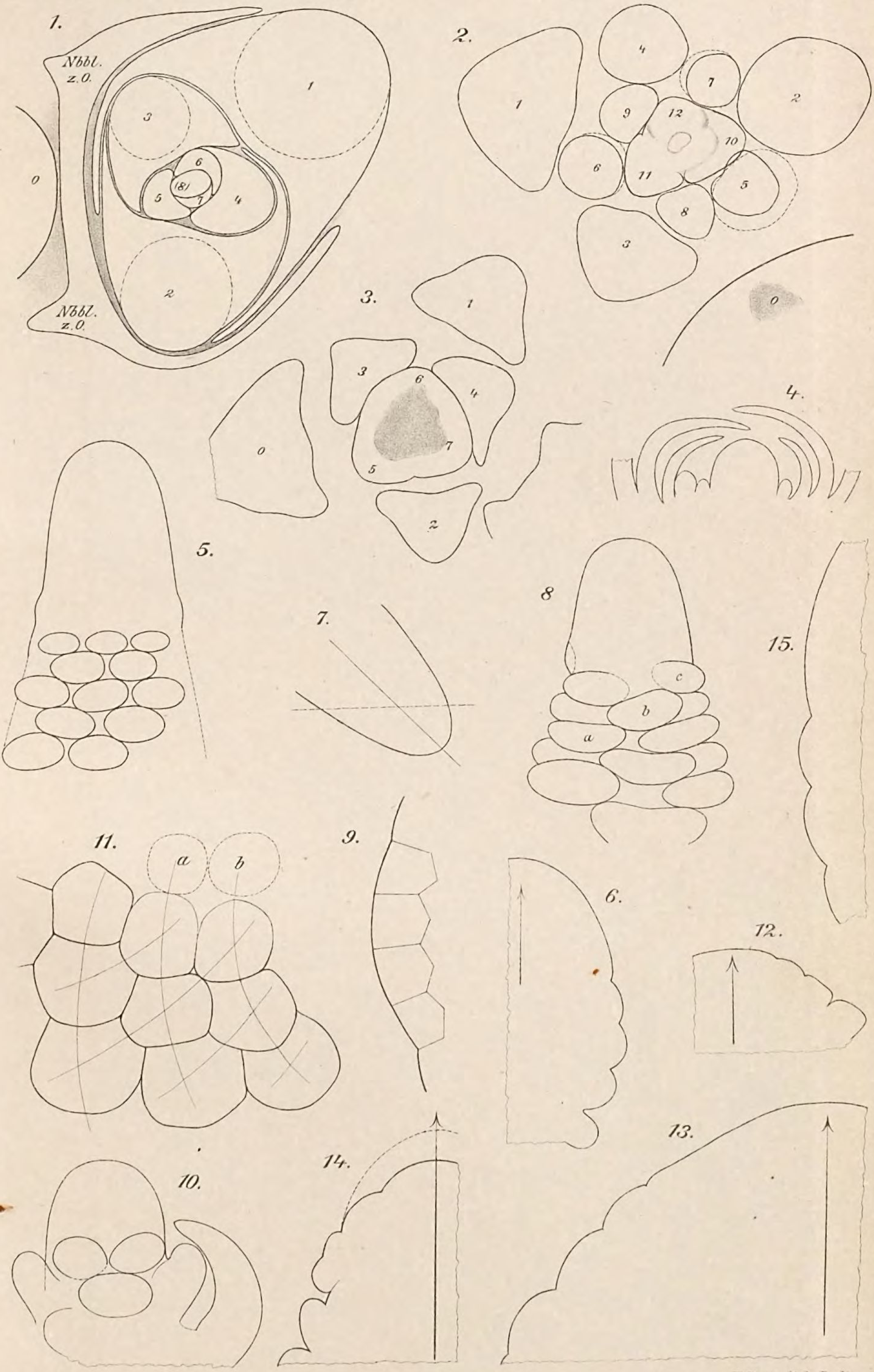

1.
2.
3.
4.
Näherungsbrüche
144° 2/5
135°6'
138°28' = 5/13
2er 3er 5er
3er 5er
2er u. 3er
1er und 2er
5er 8er
135°55'
8/21 = 137°8'
3/8 = 135°
Näherungsbrüche
128°34'
1er 2er 3er
1/3
152°
150°
148°
146°
144°
142°
140°
138°
136°
134°
132°
130°
128°
126°
124°
122°
120°



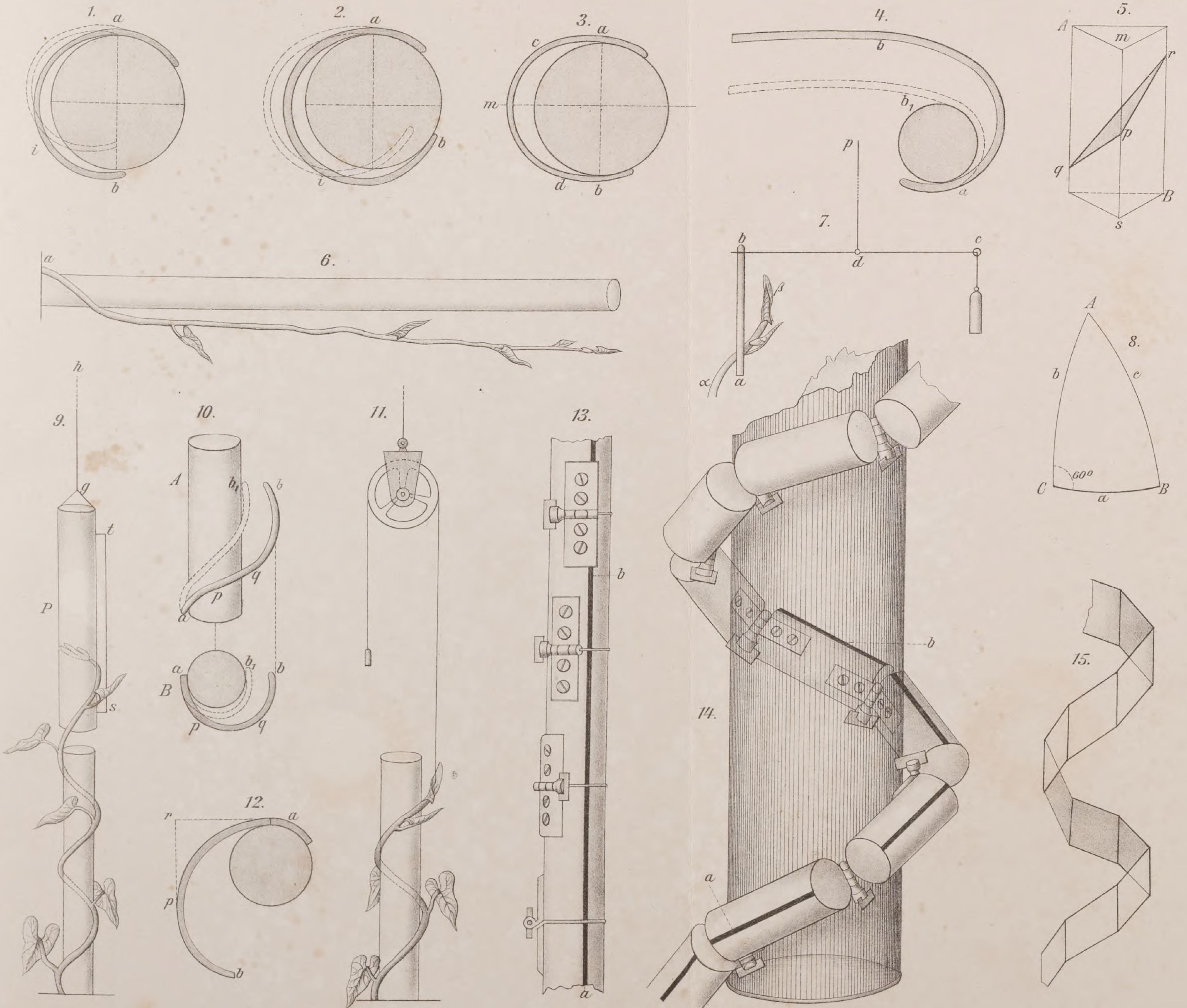
E. Laue lith. Berlin



E. Laue lith. Berlin.



E. Laue lith. Berlin.



E. Laue lith. Berlin.

2.60

FRITZ GÄHR Buchbinder
F. X. Beer Nachfolger
MÜNCHEN
Löwengrube 17.

Bayerische StaatsBibliothek

Münchener DigitalisierungsZentrum Digitale Bibliothek

Schwendener, Simon

Gesammelte botanische Mittheilungen

Bd.: 1

1898

Phyt. 645 f-1
urn:nbn:de:bvb:12-bsb11883200-7